

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Ing. Jan Vlach**

Výskyt a význam iridescence a UV reflektantního zbarvení u brouků (*Coleoptera*)

The role of iridescent and UV reflectant coloration patterns in beetles (*Coleoptera*)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Šípek, Ph.D.

Praha, 2015

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 8. 2015

Podpis

### **Poděkování:**

Rád bych poděkoval vedoucímu práce Mgr. Petru Šípkovi, Ph.D. za odborné vedení, celkový přístup, cenné připomínky a za veškerou pomoc, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce poskytl.

Dále bych rád poděkoval Ondrovi Kauzálovi za cenné rady týkající se citování literatury.

V neposlední řadě bych chtěl poděkovat svému nejbližšímu okolí a to především své rodině, že mi doma vytvářeli příjemné pracovní prostředí nejen pro tvorbu této bakalářské práce.

## **Abstrakt**

Bakalářská práce pojednává o výskytu a významu iridescentního a UV reflektantního zbarvení u brouků (Coleoptera). Práce je rozdělena na dvě hlavní části. První část detailně popisuje jednotlivé typy iridescentního a UV reflektantního zbarvení, zabývá se fyzikální podstatou jejich vzniku a v neposlední řadě uvádí příklady zástupců brouků, u kterých se jednotlivé typy zbarvení vyskytují.

Druhá část pojednává o funkčních souvislostech iridescentního a UV reflektantního zbarvení. Funkce zbarvení je rozdělena na vizuální a nevizuální. V části zabývající se vizuální funkcí zbarvení je věnována pozornost mezidruhové a vnitrodruhové komunikaci, kdežto část věnovaná nevizuální komunikaci je zaměřena na termoregulační a mechanickou funkci zbarvení.

**Klíčová slova:** iridescence, UV refektance, strukturální barvy, brouci

## **Abstract**

The bachelor thesis deals with the role of iridescent and UV reflectant coloration patterns in beetles (Coleoptera). The thesis is divided into two main parts. The first part describes in detail the different types of iridescent and UV reflectant coloration patterns, it deals with the physical origins of coloration and finally it presents examples of beetle species, which possess this types of coloration.

The second part deals with the functional perspective of iridescent and UV reflectant coloration patterns. The coloration function is divided into visual and nonvisual part. The part dealing with visual function is focused on interspecific and intraspecific communication, while the part dealing with nonvisual function describes thermoregulation and mechanical function of coloration.

**Key words:** iridescence, UV reflection, structural colors, Coleoptera

## OBSAH

1.	ÚVOD .....	6
2.	SHRNUTÍ ZÁKLADNÍCH PRINCIPŮ .....	7
2.1.	FYZIKÁLNÍ ÚVOD .....	7
2.2.	VNÍMÁNÍ SVĚTLA .....	7
3.	STRUKTURÁLNÍ ZBARVENÍ U HMYZU .....	9
3.1.	ÚVOD.....	9
3.2.	VÍCEVRSTVÉ ODRAZOVÉ PLOCHY.....	9
3.3.	OPTICKÁ (DIFRAKČNÍ) MŘÍŽKA.....	16
3.4.	FOTONICKÉ KRYSTALY .....	19
3.5.	ROZPTYL .....	20
3.6.	ZMĚNA BARVY.....	22
3.7.	UV REFLEKTANCE .....	23
4.	FUNKČNÍ SOUVISLOSTI .....	25
4.1.	ÚVOD.....	25
4.2.	VIZUÁLNÍ FUNKCE .....	26
4.3.	NEVIZUÁLNÍ FUNKCE.....	29
5.	ZÁVĚR.....	30
	LITERATURA .....	32
	SEZNAM ZDROJŮ OBRÁZKŮ .....	37

# 1. ÚVOD

Slovo iridescence (také irizace\* (Kraus 2007)) je odvozené z latinského slova „iris“ a starořeckého slova „ἶρις“, což znamená „duha“ (Klein 1969). Iridescence je vizuální charakteristika povrchu, jejíž hlavním znakem je změna odstínu barvy s měnícím se úhlem pozorování (Mason 1927). Torre-Buenoův entomologický slovník se drží klasické definice, kterou ale rozšiřuje o definici iridescentního zbarvení. Iridiscentní znamená „mající nebo odrážející duhové barvy“ (Torre-Bueno and Nichols 1989). Obě tyto definice jsou ale velmi široké a bývají různě vykládány. Proto se můžeme v literatuře setkat i s dalšími popisy iridescentního zbarvení, které bývá často popisováno jako duhové, perleťové, opalizující, třpytivé, kovové nebo jiskřivé zbarvení. Mezi nejkrásnější iridescentní podívanou patří třpytivá křídla motýlů, blýskavé náprsenky kolibříků a zářivé krovky brouků (Doucet and Meadows 2009). Je všeobecně přijímáno, že iridescentní a UV reflektantní zbarvení je strukturálního původu (Mason 1927). Strukturální zbarvení funguje na principu interakce speciálních povrchových struktur s dopadajícími světelnými paprsky a je mu věnována značná část této práce. Některá témata, kterými se tato práce zabývá, nejsou u brouků detailněji prozkoumána nebo zde literatura zcela chybí, proto v takovýchto případech budou základní principy uvedeny na jiných příkladech z hmyzí říše nebo z říše ptactva.

Články týkající se problematiky iridescence publikují vědci z oborů jak fyzikálních (optických), tak biologických. Problémem tohoto dvousečného výzkumu jsou rozdílné zájmy jednotlivých oborů, které se málokdy střetávají. Biologické publikace obsahují často nedostatek fyzikálních souvislostí a naopak fyzikální literatura nedostatek biologických souvislostí. To se projevuje častými duplicitními objevy, rozdílným popisem často principiálně stejných struktur a hlavně nedostatkem syntézy v literatuře. Autoři literatury z fyzikálních oborů tak občas chybují ve hmyzí anatomii, v taxonomickém zařazení studovaných živočichů nebo v používání zastaralého názvosloví. Kdežto autoři biologických publikací občas dostatečně neporozumí optickým a fyzikálním mechanismům a vnášejí do celé problematiky zmatek v podobě nesprávných fyzikálních termínů (Seago et al. 2009).

Proto si tato práce klade za cíl stručné shrnutí celé problematiky iridescentního a UV reflektantního zbarvení nejen z biologického, ale i z fyzikálního hlediska. Motivací k výběru tohoto tématu bylo právě ono propojení biologických a fyzikálních otázek. Práce by měla autorovi vytvořit vědomostní základ pro budoucí studium zbarvení u brouků, zejména pak iridescentního a UV reflektantního. UV reflektantní zbarvení u brouků je problematika, která není detailněji prozkoumána. Tento fakt byl další motivací pro výběr tohoto tématu – dělat pokud možno originální a dosud neuskutečněný výzkum.

---

\* Pozn.: V této práci bude užíváno slovo iridescence.

## 2. SHRUTÍ ZÁKLADNÍCH PRINCIPŮ

### 2.1.FYZIKÁLNÍ ÚVOD

Hlavní téma této práce je strukturální zbarvení u hmyzu. Ke správnému pochopení všech principů vzniku barev v přírodě je důležité mít povědomí o fyzikálních základech optiky a dalších vědních disciplín. Světlo je část elektromagnetického záření, které je lidské oko schopné vidět. Elektromagnetické záření je postupné příčné vlnění elektrického a magnetického pole. Elektromagnetická vlna je složena z vlny elektrické intenzity a magnetické indukce, které spolu kmitají ve fázi. Vektory elektrické intenzity a magnetické indukce jsou vzájemně na sebe kolmé a zároveň jsou kolmé na směr šíření. Elektromagnetická vlna je definována svojí vlnovou délkou, periodou a frekvencí. Elektromagnetické záření tvoří spektrum elektromagnetických vln, které se liší různou vlnovou délkou (frekvencí). Hranice mezi jednotlivými typy nejsou ostré, jeden typ přechází volně v druhý. Lidské oko je schopné vidět záření o vlnových délkách od 400 nm až po 750 nm. V blízkosti viditelného světla jsou dva důležité typy elektromagnetického vlnění. Kratší vlnové délky (pod 400 nm) se nazývají ultrafialové záření (UV záření) a delší vlnové délky (nad 750 nm) se nazývají infračervené záření (IR záření).

Pokud elektromagnetická vlna dopadá na rozhraní dvou optických prostředí (o různých indexech lomu), tak část vlny projde z jednoho prostředí do druhého (lom světla) a část vlny se od rozhraní odrazí (odraz světla). Při průchodu vlny z jednoho optického prostředí do druhého může dojít ke změně směru šíření. To je způsobeno různými rychlostmi šíření vlny v různých prostředích. Směr šíření světla je možné ovlivnit i jinak než lomem nebo odrazem. Pokud světlo narazí na překážku, která je srovnatelná s jeho vlnovou délkou, může dojít k ohybu (difrakci) světla. Světelný paprsek se pak šíří i do prostoru za překážku, kam by se při přímočarém šíření dostat nemohl. Hranice mezi světlem a stínem pak není ostrá.

Ve spektru viditelného záření odpovídá každé vlnové délce určitá barva. Nejkratší vlnové délky odpovídají fialové a dále následuje modrá, zelená, žlutá, oranžová a červená, která má nejdelší vlnovou délku. Pokud na oční sítnici dopadá záření o určité vlnové délce, oko ho vnímá jako konkrétní barvu. Přítomnost více vlnových délek způsobí kombinaci barev. Pokud jsou přítomny všechny vlnové délky, oko to vnímá jako bílou barvu. Předmět je barevný proto, že jeho povrch pohlcuje všechny vlnové délky dopadajícího elektromagnetického záření kromě jediné, kterou odráží. Tento odražený paprsek dopadá na oční sítnici a oko vnímá barvu předmětu.

### 2.2.VNÍMÁNÍ SVĚTLA

Důležitým faktorem ovlivňujícím zbarvení živočichů je jejich vnímání barev. Zrak a vnímání barev se mezi živočichy velmi liší. Je všeobecně známo, že vnímání barev je založeno na citlivosti zrakových pigmentů na světlo. Buňky zodpovědné za vnímání barev se jmenují tyčinky a čípky. Vnímání barev zajišťují čípky a vnímání kontrastů tyčinky. Energie dopadajícího světla je přeměněna na vzruch a ten je přenesen do zrakového centra.

U různých živočichů se vyskytují rozdílné čípky, které se liší vlnovou délkou záření, na které jsou nejcitlivější. Je důležité si uvědomit, že ne všechna zvířata vidí stejně. Co vidí například hmyz nemusí vidět člověk a opačně.

V lidském oku se nacházejí tři druhy čípků, které mají maximum citlivosti zřakových pigmentů okolo 430 nm, 530 nm a 560 nm. Lidské vidění je teda trichromatické. Kdežto například ptáci mají vidění tetrachromatické (Thomas et al. 2007). Jejich čípky jsou citlivé na vlnové délky okolo 390 nm, 460 nm, 540 nm a 600 nm (Osorio and Vorobyev 2008). Předpokládá se, že společný předek křídleného hmyzu měl trichromatické vidění. A tento základní stavební plán s maximy citlivosti v UV oblasti, v modré a v zelené zůstal zachován (Briscoe and Chittka 2001). Samozřejmě existují variace a výjimky. Například včela medonosná (*Apis mellifera*) má trichromatické vidění s nejlepší citlivostí v 340 nm, 440 nm a 540 nm a je typickým příkladem základního stavebního plánu. Kdežto mnoho druhů motýlů (Lepidoptera) původní stavební plán změnilo. Některé druhy mají i tetrachromatické vidění (Osorio and Vorobyev 2008).



### 3. STRUKTURÁLNÍ ZBARVENÍ U HMYZU

#### 3.1.ÚVOD

Již dlouho je známo, že se v přírodě vyskytují dva základní typy zbarvení. První typ zbarvení je založen na principu selektivní absorpce světla dopadajícího na pigmentové molekuly. Pigmentové barvivo větší část paprsků pohltí a odrazí jenom úzký pás vlnových délek, což způsobí, že se na venek struktura jeví jako barevná. Tento typ zbarvení není předmětem zájmu této bakalářské práce, a proto mu nebude dále věnována pozornost. Druhý typ je založen na odrazu dopadajících světelných paprsků od povrchových struktur. Odraz paprsku se řídí fyzikálními zákony a vychází z uspořádání konkrétní povrchové struktury (Hinton and Gibbs 1969a; Parker 1998; Rassart et al. 2008). Tento způsob vzniku barev je nazýván strukturální a bude mu věnována následující kapitola.

Následující odstavce budou popisovat jednotlivé mechanismy vzniku strukturálních barev. Jak tomu v přírodě bývá, nic se nedá přesně zaškatulkovat a ke všemu existují výjimky. Proto neexistují jasné hranice mezi jednotlivými strukturálními barvami a jeden způsob může přecházet plynule v druhý. Existují také případy, kdy je strukturální zbarvení tvořeno více způsoby najednou. Další příklady ukazují, že může také docházet ke kombinaci strukturálních a pigmentových barev (Vigneron et al. 2005; Liu et al. 2008; Xu et al. 2010). Následující kapitoly budou pouze shrnutí všech důležitých fyzikálních principů vzniku barev, které se v přírodě vyskytují.

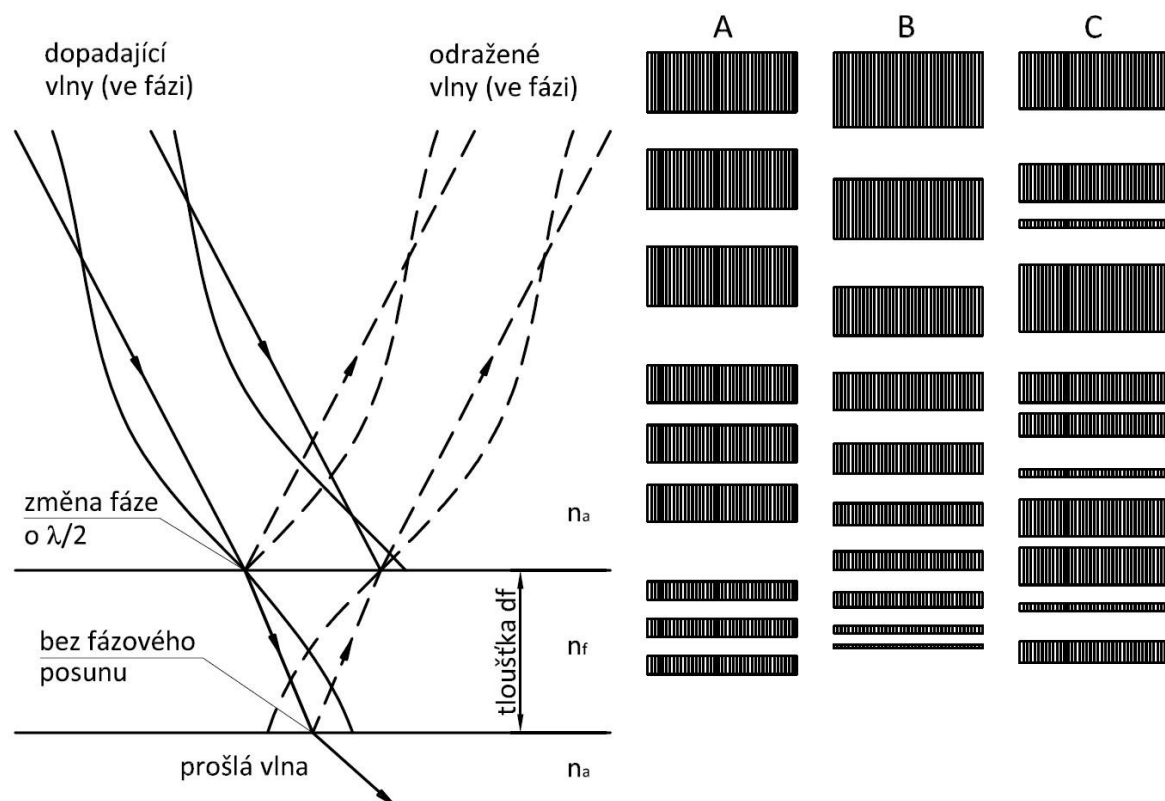
#### 3.2.VÍCEVRSTVÉ ODRAZOVÉ PLOCHY

Vícevrstvé odrazové plochy jsou jedním z nejběžnějších a nejvíce prozkoumaných fyzikálních mechanismů vytváření barev u brouků (Parker 1998; Noyes et al. 2007; Kinoshita et al. 2008). Během vytváření integumentu jsou pokožkou vylučovány chitinové vrstvy (v některých případech střídané vrstvami z jiných materiálů), které mají různé indexy lomu. Tyto vrstvy jsou později vytvrzovány během sklerotizace (Land 1972; Seago et al. 2009). Tím je vytvořena odrazová plocha, která se skládá z mnoha tenkých vrstev, jejichž tloušťka je srovnatelná s vlnovou délkou světla. Pro vznik barev je důležité, aby se vzdálenosti mezi jednotlivými vrstvami blížily jedné čtvrtině vlnové délky světelného paprsku a aby se pravidelně střídaly vrstvy s nižším a vyšším indexem lomu (Land 1972). Indexy lomu se ale nesmí lišit o více než 0,5. Obvykle se rozdíl pohybuje od 0,2 do 0,5 (Parker 2002; Parker and Martini 2006). Pokud světlo prochází z vrstvy s nižším indexem lomu do vrstvy s vyšším indexem lomu, nastává fázový posun odraženého paprsku o půlku vlnové délky. Paprsek prochází oběma vrstvami, což je optická délka jedné poloviny vlnové délky. Odražený paprsek se tedy odrazí přesně ve fázi s předchozím paprskem a vzniká tak konstruktivní interference (Land 1972). Vícevrstvá odrazová plocha se pak chová jako ideální (Land 1972; Kinoshita et al. 2008). Mnoho přírodních odrazových ploch se přibližuje této teoreticky „ideální“ (Land 1972).

Abychom získali konstruktivní interferenci, musí být splněna takzvaná Braggova podmínka. Rozdíl optických cest paprsku odraženého od po sobě následujících vrstev by měl být celočíselný násobek vlnové délky paprsku. Tato podmínka je vyjádřena následovně:

$$2nd \cdot \cos(\theta) = \left(m + \frac{1}{2}\right) \lambda, \quad (1)$$

kde  $d$  je tloušťka jednotlivých vrstev,  $n$  je index lomu (jejich součin  $n \cdot d$  se nazývá optická tloušťka vrstvy),  $\theta$  úhel dopadu paprsku (měřený od normály) a  $\lambda$  je vlnová délka (Parker 2000). Jinými slovy podmínka je splněna tehdy, pokud se fáze odraženého paprsku nezmění. Při zachování vhodných vzdáleností vrstev se paprsek odražený od druhé vrstvy vlnově přičte k paprsku odraženému od první vrstvy a vzniká konstruktivní interference (viz levá strana Obrázek 1) (Kinoshita et al. 2008). Naopak pokud se paprsky odrazí v protifázi, vlnově se odčítají a odrazivost vícevrstvé plochy se snižuje. Vzniká tak antireflexní povrch. Samozřejmě existují i veškeré přechodné stavy mezi těmito dvěma extrémy (Kinoshita et al. 2008). Land (1972) definoval také „neideální“ odrazovou plochu, u které nemá každá vrstva tloušťku čtvrtiny vlnové délky paprsku. Ale součet optických délek dvou po sobě jdoucích vrstev je roven jedné polovině vlnové délky (Land 1972).



Obrázek 1. Levá strana: Schématické znázornění odrazu vlny od tenké vrstvy. U každé vlny je nakreslen její směr a profil elektrické (magnetické) vlny. Dopadající vlny jsou znázorněny plnou čarou, odražené vlny jsou znázorněny přerušovanou čarou. Index lomu  $n_f$  je větší než index lomu  $n_a$ . Znázorněná je konstruktivní interference. S měněním se úhlem se mění i vlnové délky podílející se na konstruktivní interferenci. Překresleno dle Parker (2000). Pravá strana: Uspořádání vícevrstevných odrazových ploch pro širokospektrální odrazivost. Překresleno dle Parker et al. (1998).

Pokud se vícevrstvá odrazová plocha skládá z velkého počtu vrstev s malým rozptylem indexů lomu, odrazový proces je více selektivní než u plochy s nízkým počtem vrstev a velkým rozptylem indexů lomu (Parker 2000). V prvním případě se odrážejí pouze vlny z úzkého pásma vlnových délek a to způsobí, že jsou výsledné barvy sytější a odstín těchto barev se výrazněji mění v závislosti na úhlu dopadu paprsku (Parker 2000; Parker and Martini 2006). Při stejném úhlu dopadajícího světelného paprsku a zvětšujícím se úhlu pozorování (od normály) se zdánlivá barva odraženého světla mění. Je možné pozorovat takzvaný modrý posun. To znamená, že se zvětšujícím se úhlem, se bude barva posouvat ve viditelném spektru více k modrému konci, tedy směrem ke kratším vlnovým délkám (Vigneron et al. 2006). Se zvětšujícím se úhlem světelné paprsky prochází delší optickou vzdálenost skrz vrstvy a to způsobí, že konstruktivní interference nastane při kratších vlnových délkách (Parker 2000; Vigneron et al. 2006).





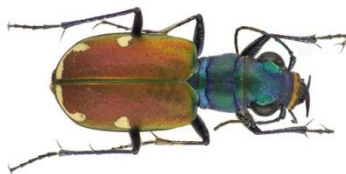

Pokud jsou optické vzdálenosti mezi vrstvami konstantní, odraz bude realizován v relativně úzké šířce pásma. Ve středu tohoto pásma bude vlnová délka (barva) odpovídající čtyřnásobku optické vzdálenosti mezi vrstvami (Parker et al. 1998). Dále je možné konstatovat, že s rostoucím počtem vrstev se zužuje šířka spektra odraženého paprsku a zvyšuje se odrazivost plochy (Kinoshita et al. 2008). To znamená, že s rostoucím počtem vrstev se plocha chová jako kvalitnější zrcadlo a zároveň odráží čím dál tím více určitý odstín jedné barvy. Výše popisované vícevrstvé odrazové plochy jsou typickým příkladem odrazivosti v úzké šířce pásma. Tabulka 1 ukazuje příklady zbarvení tvořených vícevrstevnými plochami s odrazem v úzkém pásmu.






Existují ale také vícevrstvé plochy, které odrážejí velice široké spektrum světelných paprsků od fialové až po červenou (Parker and Martini 2006). Tento odraz, který není závislý na vlnové délce světelného paprsku, se lidskému oku jeví jako stříbrný nebo zlatý zrcadlu podobný odraz (Parker et al. 1998; Parker 2002). Ten může být dosažen třemi způsoby: (A) klasickou vícevrstvou plochou, kde je každá část vrstvy vyladěna na specifickou vlnovou délku; (B) vícevrstvou plochou, kde se postupně snižuje nebo zvyšuje optická tloušťka vrstev; (C) neuspořádanou vícevrstvou plochou, kde se optická tloušťka vrstvy pohybuje okolo střední hodnoty (Parker et al. 1998; Parker 2000). Uspořádání jednotlivých vrstev je patrné z pravé části Obrázek 1. U brouků se vyvinul především druhý způsob vytváření širokospektrálního odrazu (Parker 1998). Barva vícevrstvé odrazové plochy je také mnohem méně závislá na úhlu odrazu, protože se odráží celé spektrum. Čím je širší odražené pásmo, tím více je barva podobná stříbrné nebo zlaté. (Seago et al. 2009). Příklady tohoto zbarvení jsou uvedeny v tabulce 2.

Zbarvení tvořené vícevrstevnými odrazovými plochami bylo nalezeno u zástupců většiny čeledí brouků z podřádů masožraví (Adephaga) a všežraví (Polyphaga). Většina zástupců krasiců (Buprestidae), vrubounovitých (Scarabaeidae - především Phanaeinae a Rutelinae), střevlíkovitých (Carabidae), mandelinkovitých (Chrysomelidae), tesaříkovitých (Cerambycidae) a nosatců z podčeledi Baridinae má kutikulu s vícevrstevnými odrazovými plochami. Naopak u ostatních čeledí brouků se vícevrstvé odrazové plochy nachází pouze

u omezeného počtu linií, jako jsou například kornatcovití (Trogossitidae), potemníkovití (Tenebrionidae), mrchožroutovití (Silphidae), majkovití (Meloidae) a drabčíkovití (Staphylinidae) (Seago et al. 2009).

Tabulka 1: Příklady zbarvení tvořených vícevrstevnými plochami s odrazem v úzkém pásmu.






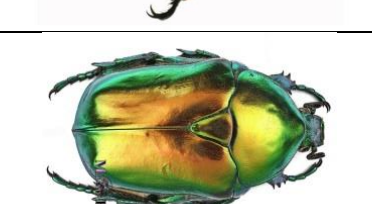
Odras v úzkém pásmu				
Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Chrysochroa vittata</i>	krascovití (Buprestidae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?family_id=3&amp;page=13">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?family_id=3&amp;page=13</a>	Vigneron et al. 2006
<i>Chrysochroa fulgidissima</i>	krascovití (Buprestidae)		<a href="https://www.flickr.com/photos/kohichiroh/9356207655">https://www.flickr.com/photos/kohichiroh/9356207655</a>	Stavenga et al. 2011
<i>Chrysochroa raja</i>	krascovití (Buprestidae)		<a href="http://www.godofinsects.com/index.php/museum/beetles/jewel-beetles-buprestidae/jewel-beetle-chrysochroa-rajah/">http://www.godofinsects.com/index.php/museum/beetles/jewel-beetles-buprestidae/jewel-beetle-chrysochroa-rajah/</a>	Noyes et al. 2007
<i>Calloodes grayanus</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://www.coleoptera-atlas.com/cetoniidae-scarabaeoidea/rutelinae/anoplognathini/Calloodes-Anoplognathina/Calloodes-grayanus">http://www.coleoptera-atlas.com/cetoniidae-scarabaeoidea/rutelinae/anoplognathini/Calloodes-Anoplognathina/Calloodes-grayanus</a>	Parker et al. 1998
<i>Cicindela scutellaris</i>	střevlíkovití (Carabidae)  svižníci (Cicindelinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?taxonomic_filter_model=Genus&amp;taxonomic_filter_label=Genus&amp;page=3&amp;taxonomic_filter_id=376">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?taxonomic_filter_model=Genus&amp;taxonomic_filter_label=Genus&amp;page=3&amp;taxonomic_filter_id=376</a>	Schultz and Rankin 1985a, 1985b
<i>Cicindela splendida</i>	střevlíkovití (Carabidae)  svižníci (Cicindelinae)		<a href="http://carabidae.org/taxa/cicindela-sstr?country=148">http://carabidae.org/taxa/cicindela-sstr?country=148</a>	Schultz and Rankin 1985a, 1985b

<i>Cicindela formosa</i>	střevlíkovití (Carabidae)  svižníci (Cicindelinae)		<a href="http://carabidae.org/taxa/cicindela-sstr?country=148">http://carabidae.org/taxa/cicindela-sstr?country=148</a>	Kurachi et al. 2002
<i>Plateumaris sericea</i>	mandelinkovití (Chrysomelidae)		<a href="http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/eng/plaserkm.htm">http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/eng/plaserkm.htm</a>	Kurachi et al. 2002
<i>Ischiopsopha jamesi</i>  ( <i>Lomaptera jamesi</i> )*	vrubounovití (Scarabaeidae)  zlatohlávkovití (Cetoniinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Ischiopsopha&amp;page=2">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Ischiopsopha&amp;page=2</a>	Neville 1977
<i>Chrysina costata</i>  ( <i>Plusiotis costata</i> )*	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/images/h_1000/Chrysina_costata.jpg">http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/images/h_1000/Chrysina_costata.jpg</a>	Neville 1977
<i>Chrysina gloriosa</i>  ( <i>Plusiotis gloriosa</i> )*	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://theevolutionstore.com/store/chrysina-gloriosa-in7088/">http://theevolutionstore.com/store/chrysina-gloriosa-in7088/</a>	Caveney 1971; Neville 1977

(Pozn.: \* Na prvním místě je uvedeno platné jméno zástupce. V závorce je uvedeno jméno, pod kterým byl taxon uveden v citovaném článku.)

Tabulka 2: Příklady zbarvení tvořených vícevrstevnými plochami s odrazem v širokém spektru.

Odraz v širokém spektru				
Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Anoplognathus parvulus</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Anoplognathus+parvulus">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Anoplognathus+parvulus</a>	Parker et al. 1998

<i>Aspidomorpha tecta</i>	mandelinkovití (Chrysomelidea)  štítonoši (Cassidinae)		<a href="http://www.macroworldmania.com/assets/img/photo/preview/ea22fed94e3c40866b1ea3bc1ff1776f68df23a0-mm-4fce409ecd8919.58832914.jpg">http://www.macroworldmania.com/assets/img/photo/preview/ea22fed94e3c40866b1ea3bc1ff1776f68df23a0-mm-4fce409ecd8919.58832914.jpg</a>	Neville 1977
<i>Chrysina aurigans</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Chrysina+aurigans">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Chrysina+aurigans</a>	Campos-Fernández et al. 2011
<i>Chrysina limbata</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://piclib.nhm.ac.uk/results.asp?image=056814&amp;itemw=4&amp;itemf=0001&amp;itemstep=1&amp;itemx=1">http://piclib.nhm.ac.uk/results.asp?image=056814&amp;itemw=4&amp;itemf=0001&amp;itemstep=1&amp;itemx=1</a>	Campos-Fernández et al. 2011
<i>Chrysina optima</i>  ( <i>Plusiotis optima</i> )*	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Chrysina+page=8">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Chrysina+page=8</a>	Caveney 1971; Neville 1977
<i>Anoplognathus viridiaeneus</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Anoplognathus+viridiaeneus">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Anoplognathus+viridiaeneus</a>	Neville 1977
<i>Protaetia speciosissima</i>  ( <i>Potosia speciosissima</i> )*	vrubounovití (Scarabaeidae)  zlatohlávkovití (Cetoniinae)		<a href="http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id252219/?taxonid=904616">http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id252219/?taxonid=904616</a>	Neville 1977




(Pozn.: \* Na prvním místě je uvedeno platné jméno zástupce. V závorce je uvedeno jméno, pod kterým byl taxon uveden v citovaném článku.)

V následujících několika odstavcích budou uvedeny zajímavé modifikace vícevrstvých odrazových ploch. Jako první bude uveden nejjednodušší mechanismus pro tvorbu strukturálních barev a to je tenkovrstvá interference. Jedná se vlastně o zjednodušenou vícevrstvou odrazovou plochu skládající se pouze z jedné vrstvy. Odraz světla probíhá na obou vzniklých rozhraních. Typickými příklady jsou mýdlová bublina nebo antireflexní povrch skleniček. V prvním případě interference pracuje konstruktivně, v druhém případě destruktivně. Fyzikální princip vzniku barev je naprosto shodný s vícevrstvými odrazovými plochami (Kinoshita and Yoshioka 2005; Kinoshita et al. 2008). Takovýto způsob tvorby barev nebyl prozatím v přírodě zaznamenán.



Druhá zajímavá modifikace vícevrstvé odrazové plochy se objevila u mnoha zástupců svižníků (Cicindelinae). Jejich krovky jsou tvořeny vícevrstvou odrazovou plochou, ale jsou pokryty miniaturními důlky nebo prohlubněmi (cca 40 – 80  $\mu\text{m}$  v průměru). Při pohledu pouhým okem se jeví svižníci jako fádňe a ne příliš výrazně zbarvení, ale při pohledu pod mikroskopem je možné pozorovat mozaiku barev (Seago et al. 2009). Vnitřky důlků jsou výrazně zbarvené barvami vzniklými konstruktivní interferencí a liší se barevně od jejich okolí. Na podobném principu vzniká obraz v televizi nebo na neoimpresionistickém malířském plátně (Schultz and Bernard 1989). Dolíky se liší od svého okolí tím, že mají jinou optickou tloušťku jednotlivých vrstev. To způsobuje, že odrážejí pouze úzké pásmo vlnových délek (Schultz and Rankin 1985b). Pokud jsou důlky hlubší, vzniká více různých barev a kutikula odráží méně intenzivní a méně čisté barvy, což způsobuje matně zelené nebo hnědé zbarvení. Naopak pestřeji zbarvení svižníci mají důlky mělké (Schultz and Rankin 1985b; Schultz 1986). Mimo podčeleď svižníků bylo zdokumentováno takovéto zbarvení i u potemníka *Chlorophila obscuripennis* (Liu et al. 2008) a u listokazů (Jewell et al. 2007a, 2007b). Ukázky tohoto typu zbarvení jsou uvedeny v tabulce 3.

Tabulka 3: Příklad zbarvení tvořených modifikací vícevrstevných odrazových ploch.

Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Cicindela repanda</i>	střevlíkovití (Carabidae)  svižníci (Cicindelinae)		<a href="http://carabidae.org/taxa/repanda-dejean-1825?country=148">http://carabidae.org/taxa/repanda-dejean-1825?country=148</a>	Schultz and Rankin 1985b
<i>Dendarus obscuripennis</i>  ( <i>Chlorophila obscuripennis</i> )*	potemníkovití (Tenebrionidae)		Liu et al. 2008	Liu et al. 2008
<i>Chrysina boucardi</i>  ( <i>Plusiotis boucardi</i> )*	vrubounovití (Scarabaeidae)  listokazi (Rutelinae)		<a href="http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Tribes/Rutelini/Chrysina/Chrysina-species/C-hrysina-species/C-boucardi/C-boucardi.html">http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Tribes/Rutelini/Chrysina/Chrysina-species/C-hrysina-species/C-boucardi/C-boucardi.html</a>	Jewell et al. 2007a, 2007b

(Pozn.: \* Na prvním místě je uvedeno platné jméno zástupce. V závorce je uvedeno jméno, pod kterým byl taxon uveden v citovaném článku.)

Další zajímavou modifikací jsou bezpochyby plochy odrážející kruhově polarizované světlo. Je obecně známo, že polarizace je vlastnost elektromagnetického vlnění. Při lineární polarizaci se vektor elektrické složky světla šíří prostorem v jedné rovině. Při kruhově polarizovaném elektromagnetickém vlnění se všechny elektrické složky světla šíří prostorem se stejnou rotací. Tato rotace může být pravotočivá (po směru hodinových ručiček) nebo levotočivá (proti směru hodinových ručiček) (Kattawar 1994; Seago et al. 2009). Kruhovou polarizaci způsobují speciální vrstvy, které obsahují molekuly se spirálovitou strukturou.

Jedna vrstva je oproti té předchozí pootočená. Aby vše fungovalo tak jak má, měla by jedna otočka spirály být srovnatelná s vlnovou délkou světla (Neville and Caveney 1969; Caveney 1971; Hegedüs et al. 2006).

Prozatím se zdá, že plochy odrážející kruhově polarizované světlo se vyskytují hlavně u vrubounovitých brouků (Scarabaeoidea). Jedná se převážně o podčeledi listokazů (Rutelinae), vrubounů (Scarabaeinae) a zlatohlávků (Cetoniinae) (Michelson 1911; Goldstein 2005; Seago et al. 2009; Xu et al. 2010; Campos-Fernández et al. 2011). Bylo dokázáno, že u vrubounovitých brouků se vyskytuje převážně levotočivá polarizace, ale existují i výjimky (Kattawar 1994; Hegedüs et al. 2006; Arwin et al. 2013; Río et al. 2013). Polarizace byla také prokázána u jednoho zástupce krasců, konkrétně u druhu *Chrysochroa fulgidissima* (Stavenga et al. 2011).

### 3.3.OPTICKÁ (DIFRAKČNÍ) MŘÍŽKA

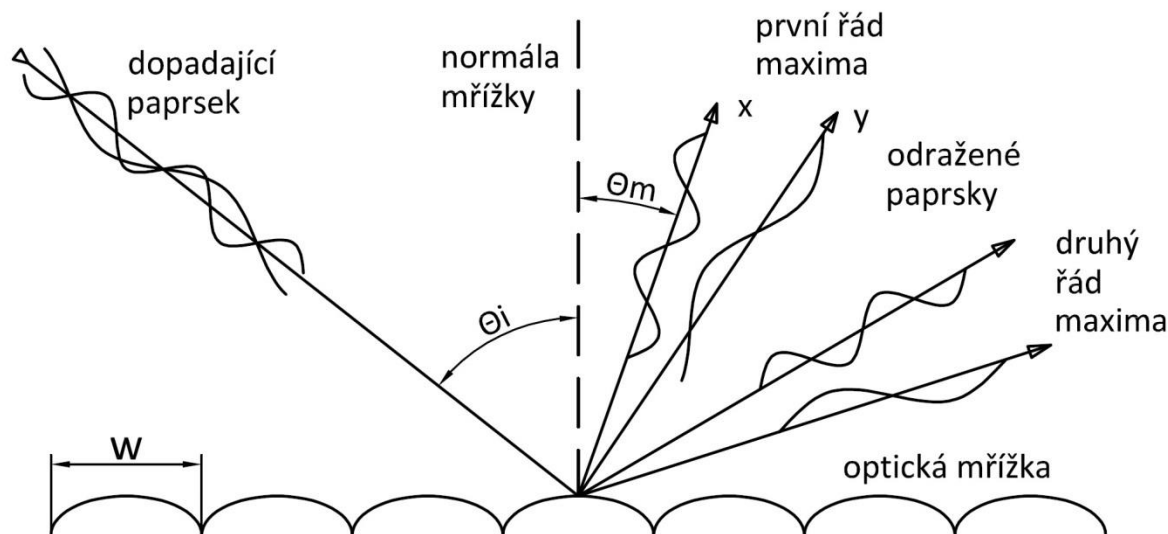
Optická (difrakční) mřížka je soubor periodicky se opakujících struktur (vrypů, štěrbin, proužků), jejichž vzdálenost je srovnatelná s vlnovou délkou dopadajícího viditelného světla. Na každém elementu mřížky dochází k difrakci při dopadu světla a výsledný obrazec je dán konstruktivní interferencí. Podle směru kam se šíří světelná vlna, rozlišujeme dva druhy optických mřížek – odraznou (reflexní) a průchodovou (transmisní) (Palmer and Loewen 2005). U živočichů se většinou setkáváme s odraznou difrakční mřížkou. Jedná se vlastně o reflexní povrch s pravidelnými žlábků nebo drážkami nanoskopických rozměrů, které mohou být odvozené od mikroskupltur, mikrotrichií nebo přeměněných set (Seago et al. 2009). Pokud bílý paprsek světla dopadne na difrakční mřížku, je rozložen na jednotlivé složky (Parker 2002). Mřížka přitom funguje jako optický hranol (Srinivasarao and Feathers 1999) a vytváří obrazy podobné duze (Seago et al. 2009). Každý element mřížky způsobí rozptyl dopadajícího paprsku. Toto rozptýlené světlo se vlnově sečte nebo odečte s rozptýlenými paprsky z dalších elementů a na stínítku pak vznikají difrakční obrazy (interferenční maxima). Stínítkem může být v našem případě například lidské oko. Maximum nastává pouze tehdy, pokud jsou vlny ve fázi. To jest, pokud je optická vzdálenost mezi stínítkem a žlábků rovna  $M\lambda$ . Kde  $M$  je celé číslo a je nazýváno řádem maxima a  $\lambda$  je vlnová délka paprsku. Tento jev může být vyjádřen rovnicí mřížky:

$$2d(\sin\alpha - \sin\beta) = M\lambda, \quad (2)$$

kde  $\alpha$  a  $\beta$  jsou úhly dopadu a odrazu a  $d$  je mřížková konstanta (vzdálenost štěrbin nebo žlábků) (Parker 2000; Parker and Martini 2006). Vznikající iridescence má vždy formu jednoho či více uspořádaných spekter. Celý princip je lépe patrný z Obrázek 2. Barvy jsou uspořádány ve stejném pořadí jako ve spektru viditelného světla – červená, oranžová, žlutá, zelená, modrá a fialová. To jí odlišuje od iridescence vzniklé například vícevrstvou odrazovou plochou. I celá spektra mají své pořadí - od nultého řádu (čistý zrcadlový odraz) přes první řád (syté barvy – červená, žlutá a modrá) až po spektra vyšších řádů (méně syté barvy)



(Seago et al. 2009). Spektrum odražené nejbliže k normále je prvního řádu, druhé nejbliže normále je druhého řádu atd. (Parker 2000).










Obrázek 2: Schéma odrazu od optické mřížky. ( $w$  - mřížková konstanta,  $\theta_i$  - úhel dopadu,  $\theta_m$  - úhel odrazu) Pozorovaná barva závisí na úhlu pohledu, v místě  $x$  je možné pozorovat červenou a v místě  $y$  fialovou barvu. Překresleno dle Parker (2000).

Nulový řád maxima ( $m = 0$ ) je odražen mřížkou nerozptýlen, kdežto vyšší řády maxima ( $m = \pm 1, \dots$ ) jsou mřížkou rozptýleny. Pokud je mřížková konstanta rozměrově srovnatelná s vlnovou délkou dopadajícího světla, je rozptýleno více řádů maxim současně (Gale 1989). Pokud však je mřížková konstanta menší než vlnová délka dopadajícího světla, chování prostupujícího světla se změní (Hutley and Maystre 1976). Při osvětlení v kolmém směru na rovinu mřížky se uplatní pouze nulový řád maxima a zbytek řádů je potlačen. To znamená, že není možné pozorovat žádné syté barvy a odlesky. Naopak při difúzním osvětlení jsou odlesky patrné. Chování optické mřížky není možné vysvětlit klasickou optickou teorií, je nutné použít složitější kvantovou optiku (Gale 1989). V dnešní době mají podobné optické systémy i komerční využití jako jsou například kovově vypadající barevné hologramy na kreditních kartách (s řádem maxima  $m = 1$ ) (Parker 2002).

Zbarvení vzniklé pomocí difrakční mřížky je možné jednoduše charakterizovat prostřednictvím řádů maxim. Například střevlíci tribu Loxandriini vykazují převážně spektrum prvního řádu, kdežto většina brouků z čeledi Phalacridae má mnoho spekter obvykle od třetího řádu výše (Seago et al. 2009).

Tvorba zbarvení pomocí optické mřížky je rozšířená u mnoha čeledí brouků. Namátkou mohu vybrat například čeledi: střevlíkovití (Carabidae), vrubounovití (Scarabaeidae), Phalacridae, Torridincolidae, drabčíkovití (Staphylinidae), mrchožroutovití (Silphidae), vírníkovití (Gyrinidae) a další (Anderson and Richards 1942; Hinton and Gibbs 1969a, 1969b, 1971).

Tabulka 4: Příklady zbarvení vznikajících pomocí optické (difrakční) mřížky.

Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Serica sericea</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)		<a href="http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Melolonthinae/Melolonthinae-Generics-pages/Sericini/Serica/Serica.html">http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Melolonthinae/Melolonthinae-Generics-pages/Sericini/Serica/Serica.html</a>	Anderson and Richards 1942
<i>Loxandrus subiridescens</i> **	střevlíkovití (Carabidae)		<a href="http://carabidae.org/taxa/loxandrus-leconte-1852?mode=all">http://carabidae.org/taxa/loxandrus-leconte-1852?mode=all</a>	Hinton and Gibbs 1969a
<i>Sarticus iriditinctus</i> **	střevlíkovití (Carabidae)		<a href="http://www.lukasrinnhofer.at/wow2/showresults_gallery.asp?page=2&amp;filter=%20and%20SpecimenPubliccheck=1%20&amp;Ordnung=#C">http://www.lukasrinnhofer.at/wow2/showresults_gallery.asp?page=2&amp;filter=%20and%20SpecimenPubliccheck=1%20&amp;Ordnung=#C</a>	Hinton and Gibbs 1969a
<i>Acupalpus quinquepustulatus</i>	střevlíkovití (Carabidae)		<a href="http://carabidae.org/taxa/egadroma-motschulsky-1855?mode=imago">http://carabidae.org/taxa/egadroma-motschulsky-1855?mode=imago</a>	Hinton and Gibbs 1969a
<i>Gyretes minor</i> **	vírníkovití (Gyrinidae)		<a href="http://www.snipview.com/q/Gyretes">http://www.snipview.com/q/Gyretes</a>	Hinton and Gibbs 1971
<i>Orectochilus punctilabris</i> **	vírníkovití (Gyrinidae)		<a href="https://fr.wikipedia.org/wiki/Orectochilus">https://fr.wikipedia.org/wiki/Orectochilus</a>	Hinton and Gibbs 1971
<i>Litolibrus obesus</i> **	Phalacridae		<a href="http://www.lsuinsects.org/research/phalacridae/">http://www.lsuinsects.org/research/phalacridae/</a>	Hinton and Gibbs 1969b



(Pozn.: \*\* U takto označených druhů se nepodařilo dohledat fotografie konkrétního druhu, pro ilustraci je uvedena fotka jiného zástupce rodu.)





### 3.4.FOTONICKÉ KRYSTALY

Fotonické krystaly jsou dvou nebo třírozměrné uspořádané mřížky o rozměrech menších než je vlnová délka viditelného světla. Tyto struktury jsou schopné řídit šíření světla stejným způsobem, jakým atomová mřížka řídí pohyb elektronů. K popisu a odhalení těchto jevů je opět potřeba velmi pokročilá elektromagnetická teorie včetně Maxwellových rovnic (Parker and Martini 2006). Barvy jsou vytvářeny buď vysoce uspořádanou mřížkou nanoskopických kuliček nebo její inverzní variantou – sférickými mezerami v chitinové matici. Oba způsoby mají stejný optický efekt. Fotonické krystaly odrážejí syté barvy vzniklé na základě interference, u kterých snižují úhlovou závislost chromatického jevu (Seago et al. 2009). Když pravidelně uspořádáme identické částice do formy mřížky nebo krystalu, světlo, které se o částice rozptýlí, interferuje a druhotně znovu vyzařuje do pravidelných směrů (Kinoshita et al. 2008). Fotonické krystaly vznikají růstem, což znamená, že nejsou zcela dokonalé. To ostatně platí o veškerých biologických strukturách. Tyto nedokonalosti ovlivňují jejich optické charakteristiky (Large et al. 2007). Mnoho autorů (Argyros et al. 2002; Yoshioka and Kinoshita 2002; McPhedran et al. 2003; Vukusic and Sambles 2003) popisuje fotonické krystaly na konkrétních příkladech, které se od sebe samozřejmě liší, ale fyzikální princip je pořád stejný.

Tento způsob tvorby barev byl prokázán u nosatců (Curculionidae). Zbarvení je u nosatců většinou tvořeno nepravidelnými shluky fotonických krystalů. Velikost těchto domén ovlivňuje celkové zbarvení povrchu těla brouka. Terminologicky je proto přesnější hovořit spíše o fotonickém polykrystalu (Seago et al. 2009). Druhou velkou skupinou, ze které mají někteří zástupci zbarvení založené na principu fotonických krystalů, jsou tesaříkovití (Cerambycidae). Konkrétní zástupci jsou uvedeni v tabulce 5.

Tabulka 5: Ukázky zbarvení vznikajících pomocí fotonických krystalů.

Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Lamprocyphus augustus</i>	nosatcovití (Curculionidae)		<a href="http://barresfotonatura.com/buscar?q=Lamprocyphus+augustus&amp;title=on&amp;tags=on&amp;cf_familia=on&amp;cf_nombre_cientifico=on&amp;search_galleries_choice=ALL">http://barresfotonatura.com/buscar?q=Lamprocyphus+augustus&amp;title=on&amp;tags=on&amp;cf_familia=on&amp;cf_nombre_cientifico=on&amp;search_galleries_choice=ALL</a>	Galusha et al. 2008
<i>Pachyrrhynchus congestus pavonius</i>	nosatcovití (Curculionidae)		<a href="http://salagubang.net/pages/species/species_cur_s0487.html">http://salagubang.net/pages/species/species_cur_s0487.html</a>	Welch et al. 2007

<i>Metapocyrtus</i> <i>sp.</i>	nosatcovití (Curculionidae)		<a href="http://salagubang.net/pages/gallery/gallery_cur_metapocyrtus.html">http://salagubang.net/pages/gallery/gallery_cur_metapocyrtus.html</a>	Parker et al. 2003
<i>Prosopocera</i> <i>lactator</i>	tesaříkovití (Cerambycidae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Prosopocera+lactator">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Prosopocera+lactator</a>	Seago et al. 2009
<i>Sternotomis</i> <i>virescens</i>	tesaříkovití (Cerambycidae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Sternotomis+virescens">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Sternotomis+virescens</a>	Seago et al. 2009
<i>Pseudomyagrus</i> <i>waterhousei</i>	tesaříkovití (Cerambycidae)		<a href="http://www.living-jewels.com/pseudomyagrus_waterhousei.htm">http://www.living-jewels.com/pseudomyagrus_waterhousei.htm</a>	Simonis and Vigneron 2011

### 3.5.ROZPTYL

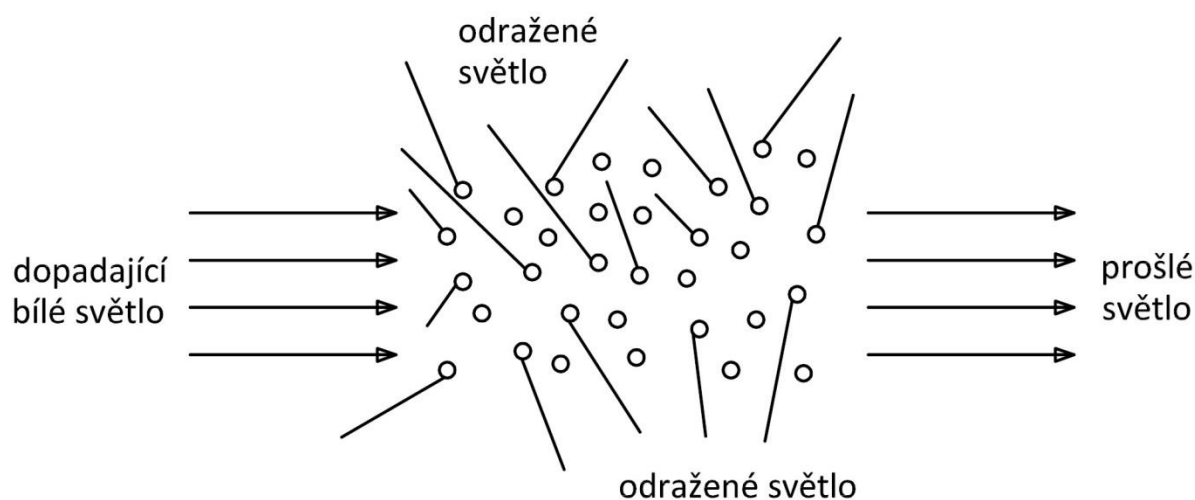
Další způsob vzniku barev na strukturálním principu je rozptyl světla. Rovnoměrný rozptyl všech vlnových délek světla se projevuje jako bílá barva. Tento rozptyl se vyskytuje například u disperzní plynné soustavy obsahující koloidní částice (= částice o rozměrech mezi 1-1000 nm), které mají rozdílné indexy lomu. Nebo se může vyskytovat u pevných bezbarvých látek, které jsou relativně hustě uspořádány do tlustých vrstev (Fox 1976). Částice v koloidním systému, které mají rozměry větší než vlnová délka světla, se dají považovat za různě orientovaná zrcadla (Parker 2000; Parker and Martini 2006). Pro lepší pochopení vhodné nahlédnout na Obrázek 3. Příkladem bílého rozptylu by mohla být bílá křídla motýlů, kde je světlo rozptýleno do všech směrů kvůli chaotickému uspořádání jejich povrchu. Podle uspořádání struktur na křídlech, které ovlivňují způsob rozptylu, je možné pozorovat matnou či perleťovou bílou barvu (Mason 1927). Je důležité rozlišovat mezi napůl uspořádanými soustavami (strukturami), které se vyskytují například u již zmiňovaných motýlích křídel nebo u ptáků, a úplně neuspořádanými soustavami, o kterých bude řeč v dalších odstavcích (Prum and Torres 2003; Kinoshita and Yoshioka 2005).

Rozptyl světla je také zodpovědný za vznik mnoha odstínů modré (případně červené) barvy v přírodě. Například modrá barva oblohy se připisuje rozptylu slunečního světla na

molekulách plynů v atmosféře. Rozměr částic způsobující rozptyl je přitom mnohem menší než vlnová délka dopadajícího světla. Tento jev byl poprvé popsán Lordem Rayleighem a říká se mu proto Rayleighův rozptyl (Kinoshita and Yoshioka 2005). Foton je při něm absorbován molekulou plynu, která je excitována na vyšší energetickou hladinu. Při návratu na původní energetickou hladinu molekula opět vyzaří foton (Parker 2000; Parker and Martini 2006). Závislost rozptylu na čtvrté mocnině frekvence dopadajícího světla způsobuje, že se kratší vlnové délky (modrá a fialová) rozptylují efektivněji než delší vlnové délky (červená). Modré barvy se od částice šíří i mimo směr šíření paprsku, kdežto červené se šíří povětšinou pouze ve směru propagace paprsku. Proto je v poledne obloha modrá (pozorovatel je kolmo na šíření paprsku) a při západu se obloha zbarvuje do červena (pozorovatel je ve směru šíření paprsku) (Fox 1976; Bohren and Fraser 1985).

Tyndallův nebo Mieův rozptyl se naopak uplatňuje v koloidním systému, kde mají částice rozměry přibližně srovnatelné s vlnovou délkou dopadajícího světla. S tím se mění i frekvenční závislost rozptylu (Parker 2000; Parker and Martini 2006). Nejznámějším příkladem Mieova rozptylu je západ slunce na Marsu, který je na rozdíl od země zbarvený domodra kvůli větším částicím v atmosféře Marsu (Kinoshita and Yoshioka 2005). Při Tyndallově rozptylu je světlo polarizováno šikmo vzhledem ke směru šíření. Relativní velikost částic určuje, jaký odstín modré bude vidět. Pokud by byla velikost částic větší než  $1\mu\text{m}$ , rozptýlené světlo se bude jevit jako bílé.

Zbarvení způsobené rozptylem bylo nejlépe zdokumentováno u některých ptáků (Prum and Torres 2003), motýlů (Huxley 1976; Ghiradella 1991; Prum et al. 2006) a vážek (Prum et al. 2004). Z dostupné literatury je možné usuzovat, že u brouků zatím tento způsob tvorby barev nebyl popsán. Nicméně byly popsány struktury, které nedosahují tak vysoké úrovně uspořádání a vykazují modré a fialové odlesky. Vyskytují se u některých zástupců čeledí mandelinkovití (Chrysomelidea), drabčíkovití (Staphylinidea), Scaphidiinae, Cerylonidae (Seago et al. 2009).






Obrázek 3: Rozptyl bílého světla o malé částice (znázorněné malými kružnicemi). Pokud jsou částice menší než cca 575 nm v průměru, více modrého světla bude odraženo („rozptýleno“) a více červeného světla projde skrz. Pokud částice budou větší než přibližně 575 nm, všechny vlnové délky budou rozptýleny stejně a výsledkem rozptylu bude bílé světlo.

### 3.6.ZMĚNA BARVY

Některé druhy brouků jsou schopné opakované změny barvy svých krovek změnou koncentrace vody v kutikule. Se změnou koncentrace vody se mění i indexy lomu a také optická tloušťka vrstvy. Nejznámějším příkladem je nosorožík *Dynastes hercules*, který je schopný během pár minut změnit barvu svých krovek z černé na nažloutlé. Nejsvrchnější vrstva kutikuly těchto brouků je většinou průsvitná, pod ní se nachází žlutá houbovitá vrstva. Kutikula pod touto žlutou houbovitou vrstvou je černá. Pokud je tato vrstva vyplněna vzduchem, stává se opticky heterogenní a na venek se jeví nažloutlá. Kdežto pokud se vyplněna vodou, stává se opticky homogenní a krovky se jeví černé (Hinton and Jarman 1972, 1973; Rassart et al. 2008).

Naprosto opačným způsobem probíhá změna ze zlaté barvy na červenou (načervenalou) barvu u čeledi mandelinkovití. Když je brouk v klidu a krovky mají zlatou barvu, je kutikula plně nasycená vodou. Pokud je brouk vyrušen, tak změní barvu na červenou. Přitom je voda vytlačena z pórů kutikuly ven. To způsobí zprůhlednění zlaté vrstvy a odhalení červené pigmentové vrstvy. Ukázky obou způsobů změny barvy jsou uvedeny v tabulce 6.

Tabulka 6: Příklady brouků schopných změny svého zbarvení.

Jméno	Čeď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Dynastes hercules</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  nosorožíkovití (Dynastinae)		<a href="https://www.kaefer-der-welt.de/dynastes__hercules.htm">https://www.kaefer-der-welt.de/dynastes__hercules.htm</a>	Hinton and Jarman 1972, 1973; Rassart et al. 2008
<i>Charidotella egregia</i>	mandelinkovití (Chrysomelidae)  štítonoši (Cassidinae)		<a href="http://natgeo.nikkeibp.co.jp/nng/article/20120611/312040/ph_1.jpg">http://natgeo.nikkeibp.co.jp/nng/article/20120611/312040/ph_1.jpg</a>	Vigneron et al. 2007
<i>Deloyala guttata</i>	mandelinkovití (Chrysomelidae)  štítonoši (Cassidinae)		<a href="https://en.wikipedia.org/wiki/Cassidinae">https://en.wikipedia.org/wiki/Cassidinae</a>	Barrows 1979
<i>Metriona bicolor</i>	mandelinkovití (Chrysomelidae)  štítonoši (Cassidinae)		<a href="http://imgur.com/gallery/6QEEr">http://imgur.com/gallery/6QEEr</a>	Barrows 1979



<i>Aspidomorpha tecta</i>	mandelinkovití (Chrysomelidae)  štítonoši (Cassidinae)		<a href="http://www.macroworldmedia.com/assets/img/photo/preview/ea22fed94e3c40866b1ea3bc1ff1776f68df23a0-mm-4fce409ecd8919.58832914.jpg">http://www.macroworldmedia.com/assets/img/photo/preview/ea22fed94e3c40866b1ea3bc1ff1776f68df23a0-mm-4fce409ecd8919.58832914.jpg</a>	Neville 1977
---------------------------	--	--	---	-----------------






### 3.7.UV REFLEKTANCE

Bílá barva je speciální případ zbarvení u hmyzu. Speciální je v tom, že povrch u hmyzu musí odrážet všechny vlnové délky viditelného spektra (Vukusic et al. 2007). Veškeré bílé zbarvení u brouků je strukturálního původu. Jedná se většinou o rozptýl (neuspořádaný, Mieův nebo širokopásmový) dopadajícího bílého světla o nanoskopické částice. Světlo může být rozptýleno dokonce i o nepigmentovanou kutikulu, sety, povrchové vrstvy nebo vosky (Hadley 1979; McClain et al. 1985; Schultz and Rankin 1985b; Vukusic et al. 2007; Seago et al. 2009).

UV reflektance je speciální případ bílého hmyzího zbarvení. Patří mezi strukturální zbarvení, i když Pope a Hinton (1977) původně tvrdili, že se jedná o pigmentová zbarvení. Fyzikální princip se neliší od principu vzniku barev ve viditelném světle (Nekrutenko 1965; Pope and Hinton 1977). Problematika UV reflektance byla studována z větší části na motýlech (Lepidoptera), na kterých byly zjištěny základní poznatky (Ghiradella et al. 1972; Pecháček 2012; Pecháček et al. 2012). Nejdůležitějším článkem, který se zabývá UV zbarvením u brouků je od autorů Popea a Hinton z roku 1977. Jedná se o rozsáhlý výzkum UV zbarvení napříč celým řádem brouků a je zde uvedeno mnoho zástupců z různých čeledí, kteří vykazují UV reflektantní zbarvení. UV reflektance je více častá u fytofágních brouků a denních brouků. Jedná se například o čeledi nosatcovití (Curculionidae), tesaříkovití (Cerambycidae) a u zlatohlávků (Cetoniinae).

UV reflektance vzniká třemi odlišnými způsoby, tzn. pomocí tří odlišných struktur. První způsob využívá odrazu od mikrotrichií. Jsou to buď miniaturní blízko u sebe nahloučené sítě většinou bílé výjimečně žluté barvy nebo zploštělé překrývající se struktury. Vyskytuje se převážně u nosatců (Curculionidae) a u některých zástupců vrubounovitých (Scarabaeidae: Melolonthinae). Při druhém způsobu hraje roli bílá průsvitná látka, která ztuhne poté, co je vyloučena z pórů na krovkách nebo na hrudi. Jedná se o organickou látku, například xylol. Několik zástupců krasců (Buprestidae) a potemníků (Tenebrionidae) vykazuje tento způsob UV zbarvení. Třetím způsobem jsou speciální krovky, jejichž horní vrstva je průhledná. Skrz tuto vrstvu je patrná spodní bílá nebo jemně nažloutlá UV reflektantní vrstva. Tento způsob byl zdokumentován především u pouštních či písečných zástupců potemníků (Tenebrionidae) (Pope and Hinton 1977; Pecháček et al. 2012). Příklady brouků majících UV reflektantní zbarvení jsou uvedeny v tabulce 7.

Tabulka 7: Příklady brouků majících UV reflektantní zbarvení.

Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
<i>Glycyphana binotata</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  zlatohlávkovití (Cetoniinae)		<a href="https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Glycyphana_binotata_%28Gorcy_%26_Percheron,_1833%29_%285022479265%29.jpg">https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Glycyphana_binotata_%28Gorcy_%26_Percheron,_1833%29_%285022479265%29.jpg</a>	Pope and Hinton 1977
<i>Pachnoda ephippiata</i>	vrubounovití (Scarabaeidae)  zlatohlávkovití (Cetoniinae)		<a href="http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?page=442">http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?page=442</a>	Pope and Hinton 1977
<i>Graphipterus amabilis</i>	střevlíci (Carabidae)		<a href="http://carabidae.org/taxa/amabilis-boheman-1860-afr">http://carabidae.org/taxa/amabilis-boheman-1860-afr</a>	Pope and Hinton 1977
<i>Lycoreus corpulentus</i>	kovařící (Elateridae)		<a href="http://www.exobeetles.de/Insekten/Kaefer/Elateridae/Lycoreus-corpulentus-30-34-A2.html">http://www.exobeetles.de/Insekten/Kaefer/Elateridae/Lycoreus-corpulentus-30-34-A2.html</a>	Pope and Hinton 1977
<i>Stenocara eburnea</i>	potemníci (Tenebrionidae)		<a href="https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stenocara_eburnea_Pascoe,_1866_%283177441932%29_%282%29.jpg">https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stenocara_eburnea_Pascoe,_1866_%283177441932%29_%282%29.jpg</a>	Pope and Hinton 1977



## 4. FUNKČNÍ SOUVISLOSTI

### 4.1.ÚVOD

Iridescentní zbarvení má určité unikátní vlastnosti, které pigmentové zbarvení nemá. První unikátní vlastností iridescence je směrovost. Změna úhlu dopadajícího záření nebo změna úhlu pozorovatele často způsobí změnu barvy, intenzity nebo obojího (Huxley 1968; Land 1972; Kinoshita et al. 2008). To zvířatům umožňuje cíleně směřovat svoje signály těm, kterým jsou určeny. To má jednu velkou výhodu. Mohou být nápadní pro ty, kterým jsou signály určeny a zároveň nenápadní pro potenciální predátory (Doucet and Meadows 2009). Dalším důsledkem směrovosti je, že se iridescentní zbarvení jeví více jasné pod přímým než pod rozptýleným zářením. V kombinaci se změnou světelného prostředí vlivem počasí, habitatu nebo denní doby (Endler 1993) umožňuje tento efekt zvířatům vyhledávat speciální světelné podmínky, ve kterých zůstanou kryptiční pro predátory a zároveň nápadní pro adresáty svých signálů (Schultz 2001).

Za ideálních podmínek jsou iridescentní barvy velmi jasné a syté, což umožňuje maximalizovat nápadnost vizuálních signálů. K tomu je nutné dosáhnout vysokého stupně kontrastu mezi zbarvením a pozadím, což většinou není možné pomocí pigmentových barev (Vukusic et al. 1999). Další možností je párování dvou barev, které dohromady vytváří vysoký barevný nebo tonální kontrast (Endler 1990). Kontrast a nápadné zbarvení se využívá například při mezidruhové komunikaci nebo varovném zbarvení (Doucet and Meadows 2009).

Vytváření barev o krátkých vlnových délkách (modrá až ultrafialová) patří také mezi speciální vlastnosti iridescentního zbarvení (Pope and Hinton 1977). Modré pigmenty se u živočichů příliš nevyskytují a tak modré zbarvení vzniká převážně strukturálně (Fox 1976). Pomocí barev s kratší vlnovou délkou mohou živočichové lépe splynout s okolním prostředím (Endler 1978) nebo naopak být více barevně kontrastní (Endler 1988). Pokud je kořist schopná vnímat krátkovlnné záření a její predátor nikoliv, může potom využívat krátkovlnné barvy k utajené vnitrodruhové komunikaci (Endler 1991; Cummings et al. 2003).

Další vlastností, která strukturální zbarvení odlišuje od pigmentového, je závislost odstínu, sytosti a jasu barev na optických vlastnostech nanostruktur, které vytváří barvy. Jedná se především o jejich rozměry a indexy lomu. I nepatrný rozdíl v těchto vlastnostech způsobí velké změny zbarvení jak napříč druhy (Prum et al. 2006), tak i uvnitř jednotlivých druhů (Fitzstephens and Getty 2000; Kemp et al. 2006). Na vnitrodruhové úrovni může být rozdíl ve zbarvení důsledkem buď změn abiotických faktorů (dostupnost světla, denní nebo roční období) nebo fyziologického stavu živočicha (množství tuku, stres) (Doucet and Meadows 2009).

## 4.2. VIZUÁLNÍ FUNKCE

### Vnitrodruhová komunikace

Při vnitrodruhové komunikaci je důležité umět rozpoznat příslušníky svého druhu, k tomu může sloužit mimo jiné i iridescentní a UV zbarvení. U řady druhů motýlů bylo prokázáno, že UV zbarvení slouží k mezidruhovému rozpoznání a že dokonce přispívá k vytvoření mezidruhové bariéry (Silberglied and Taylor 1973, 1978; Rutowski 1977). I u dalších živočišných druhů byla prokázána podobná funkce iridescentního a UV zbarvení (Chae and Nishida 1995; Kinoshita et al. 2002), bohužel literatury zabývající se touto problematikou u brouků je nedostatek.

Na základě zbarvení je možné rozpoznat také věk jedince. Na základě opeření ptáků je možné rozpoznat jejich věk. Zpočátku mají šat mladých, který se později přemění na šat dospělých (Doucet et al. 2006). U motýlů většinou platí, že čím starší jedinec, tím se kvalita jeho iridescentního a UV zbarvení zhoršuje. Je to způsobené opotřebením šupin, které tvoří zbarvení. (Kemp 2006, 2008). Změna zbarvení způsobená stářím byla prokázána i u skákavek (Lim and Li 2007) a dalších živočichů.

Iridescence a UV reflektance hraje velkou roli při rozpoznávání opačného pohlaví i při výběru partnera. Pohlavní dichromatismus je celkem běžný u ptáků (Owens and Hartley 1998), ryb (Kodric-Brown 1998), motýlů (Penz and DeVries 2002), pavouků (Lim and Li 2006a) a dalších. Například u skákavek (Salticidae) mají samci UV zbarvení, které u samic chybí (Lim and Li 2006a, 2007). Samci podle UV zbarvení protějšku volí mezi námluvami nebo agonistickým chováním (Lim and Li 2006b). Rozpoznávání pohlaví funguje na podobném principu i u některých motýlů (Rutowski 1977; Silberglied and Taylor 1978; Sweeney et al. 2003; Papke et al. 2007). Samice preferují ty samce, kteří mají větší UV reflektantní zbarvení (Kemp 2007, 2008). Výběr partnera na základě zbarvení je samozřejmě znám i u ptáků (Omland 1996; Bennett et al. 1997; Bitton et al. 2007) a dalších živočichů.

U samců vrubounů rodu *Phanaeus* slouží iridescentní zbarvení pronota ke zvýraznění velikosti a tvaru rohu, který tito brouci mají. Černý roh ostře kontrastuje s lesklým zbarvením pronota. Velikost rohu je důležitá při výběru partnera a v soupeření s ostatními samci. Je pravděpodobné, že podle stavu pronota samice poznají, zdali jsou samci napadení kleptoparazitickými mrvnatkami (Diptera: Sphaeroceridae) a podle toho si vybírají svého partnera (Vulinec 1997; Emlen et al. 2007). Podobný princip kontrastu byl popsán i u druhu *Coproghanaeus lancifer* (Théry et al. 2008). Výběr partnera založený na vizuální stránce byl zdokumentován u australského krasce *Julodimorpha bakervelli*. Tento brouk byl pozorován, jak se v Austrálii pokouší kopulovat s láhvemi od piva, protože zbarvením a povrchem připomínaly krovky samic (Gwynne and Rentz 1983). Dalším příkladem může být druh *Plateumaris sericea*, u kterého iridescentní zbarvení hraje velkou roli při výběru partnera (Kurachi et al. 2002).

### Mezidruhová komunikace





Iridescentní zbarvení se hraje roli při unikání predátorům pomocí kamufláže a krypse. Mnoho brouků, kteří se vyskytují na listech nebo zelených částech rostlin, vykazuje zelené iridescentní zbarvení. Jedná se o strukturální zbarvení, které je vhodnou alternativou za zelené pigmentové zbarvení, které se u brouků nevyskytuje příliš často. Brouk se stává neviditelným na pozadí, na kterém se pohybuje (Crowson 1981). Dokonce i listokazi vykazující zrcadlovité zbarvení jsou ve svém prostředí velmi dobře krypticky maskováni, neboť se v nich zrcadlí prostředí, ve kterém se vyskytují. Pokud se prostředí změní, jsou brouci stále krypticky zbarvení, což je velkou výhodou (Crowson 1981; Thomas et al. 2007). Ukázkou splynutí s listovým pozadím může být například listokaz *Chrysina gloriosa*, která má zelené strukturální zbarvení se světlými pruhy (Thomas et al. 2007) nebo potemník *Chlorophila obscuripennis*, který vykazuje matně modrozelené zbarvení (Liu et al. 2008). Velká skupina svižníků (Cicindelinae) používá iridescentní zbarvení, jako způsob kamufláže. Jedná se o již zmiňované vícevrstvé odrazové plochy s důlky, které z větší vzdálenosti působí matně a fádně. Svižník je tak velmi nenápadný na otevřeném prostranství, které je většinou tvořeno půdou nebo pískem (Schultz 1986, 2001; Schultz and Bernard 1989; Seago et al. 2009). Bylo zdokumentováno, že zbarvení je tak dokonalé, že napodobuje dokonce i hrubost a barvu zrníček písku na místě, kde se svižník vyskytuje (Hadley et al. 1988). Dochází při tom k optickému rozbití celkového tvaru těla na několik částí pomocí světlých a tmavých ploch. Takovéto zbarvení se pak nazývá somatolýza (Komárek 2004). Kromě svižníků byla somatolýza zaznamenána i u nosatců (Curculionidae) (Crowson 1981; Acorn 1988).

Varovné (aposematické) zbarvení patří mezi často užívané strategie v živočišné říši. Účelem je upozornit predátora na svojí nepoživatelnost nebo toxicitu. Využívají se k tomu většinou výrazné barvy – žlutá, červená a černá (Komárek 2004). Role iridescence a UV reflektance v aposematismu je málo prozkoumanou oblastí (Fabricant et al. 2014). Nicméně například Fabricant et al. (2014) uvádí, že u druhu *Tectocoris diophthalmus* (Heteroptera: Scutelleridae) iridescence slouží jako aposematické zbarvení. Iridescentního varovného zbarvení využívají také někteří svižníci (Cicindelinae; Shelly and Pearson 1978; Pearson 1985, 1988; Schultz 2001). Dávají tím najevo predátorům, že uvolňují ze svých žláz obranné látky (Pearson et al. 1988). Z literatury (Vogler and Kelley 1998) je patrné, že existují dvě hlavní skupiny svižníků. První, která má aposematické zbarvení a silnou chemickou obranu a druhá, která není tak silně chemicky vyzbrojena a spoléhá spíše na kryptické zbarvení. Aposematické zbarvení bylo zdokumentováno také u vírníků (Gyrinidae) (Hinton and Gibbs 1971). Velmi zajímavým příkladem pravděpodobného aposematického zbarvení je *Charidotella egregia*. Při vyrušení mění svou barvu ze zlaté na matně červenou (Vigneron et al. 2007).

V úzkém propojení s aposematickým zbarvením se vyskytuje miméze. Pokud je jeden organismus podobný jinému organismu a podobnost není zapříčiněná příbuzností nebo konvergentním vývojem, ale v typickém případě selekčním tlakem predátorů, nazýváme tento jev mimikry nebo miméze. Pokud neškodné formy živočichů napodobují jedovaté nebo nepoživatelné živočichy, hovoříme poté o Batesovské mimézi. Naopak pokud dva nebo více

jedovatých či nepoživatelných druhů sdílí stejné zbarvení či barevný vzor, jedná se o Müllеровské mimikry (Komárek 2004). Miméze byla prokázána opět u zástupců svižníků (Cicindelinae). Příkladem může být druh svižníka *Pseudoxychila bipustulata ceratom*, jehož vzorem je kodulka (Mutillidae) rodu *Hoplomutilla*, nebo další svižník *Cicindela scutellaris*, který napodobuje majku (Meloidae) druhu *Lytta nuttalli* (Acorn 1988). Výše zmíněné mimetické příklady jsou uvedeny v tabulce 8.

Tabulka 8: Příklady miméze pomocí iridescentního zbarvení.

	Jméno	Čeleď	Habitus	Zdroj obrázku	Reference
Mimetik	<i>Pseudoxychila bipustulata ceratom</i>	střevlíkovití (Carabidae)  svižníkovití (Cicindelinae)		<a href="http://newworldcarabidae.myspecies.info/taxonomy/term/288">http://newworldcarabidae.myspecies.info/taxonomy/term/288</a>	Acorn 1988
Mimetický vzor	Mimetický vzor:  <i>Hoplomutilla</i>	kodulkovití (Mutillidae)		<a href="https://www.flickr.com/photos/andreaskay/6883687318">https://www.flickr.com/photos/andreaskay/6883687318</a>	Acorn 1988
Mimetik	<i>Cicindela scutellaris scutellaris</i>	střevlíkovití (Carabidae)  svižníkovití (Cicindelinae)		<a href="http://www.nearfam.ous.com/Pages/RecentImages1.html">http://www.nearfam.ous.com/Pages/RecentImages1.html</a>	Acorn 1988
Mimetický vzor	<i>Lytta nuttalli</i>	majkovití (Meloidae)		<a href="http://bugguide.net/node/view/937522">http://bugguide.net/node/view/937522</a>	Acorn 1988

Hinton and Gibbs (1971) předpokládali, že existuje i další možnost obrany proti predátorům. Iridescentní zbarvení má velmi proměnlivou odrazivost, která závisí na úhlu pozorování a osvětlení. Při změně úhlu či osvětlení se může odrazivost zvýšit nebo snížit. V prvním případě může být predátor oslněn nečekaným zábleskem světla. V druhém případě (např. při schování se kořisti do stínu) může predátor kořist vizuálně ztratit. Obě tyto varianty zhoršují predátorům určení vzdálenosti od kořisti a její přesnou polohu (Hinton and Gibbs 1971; Schultz 1986, 2001; Vulinec 1997).

### 4.3.NEVIZUÁLNÍ FUNKCE

#### Termoregulace

V otázce termoregulace nepanuje jednotný názor ve vědecké obci. Někteří autoři se přiklánějí k variantě, že iridescentní zbarvení zvyšuje odrazivost povrchu, a tím snižuje absorpci slunečního záření (Koon and Crawford 2000; Biró et al. 2003). Jiní autoři naopak tvrdí, že iridescentní zbarvení zvyšuje absorpci světelných paprsků, a tím způsobuje oteplování (Heilman and Miaoulis 1994; Miaoulis and Heilman 1998). Jiný výzkum ukazuje, že kovově iridescentní zbarvení nemá žádný vliv na absorpci slunečního záření. V experimentu byly porovnávány části krovek dvou zástupců svižníků. Výsledkem bylo, že teplotu krovek ovlivní jejich barva, ale ne způsob jakým barva vzniká (Schultz and Hadley 1987). Populace svižníka *Neocicindela perhispidata* vytváří populace s velkými bílými skvrnami na krovkách, které žijí na plážích s bílým pískem, a populace s tmavými krovkami a redukovanými skvrnami, které žijí na plážích s tmavým pískem (Hadley et al. 1988). Pokud bílou formu vysadíme na černou pláž, jsou vysazení jedinci schopni déle odolávat přehřátí než původní tmavší jedinci (Hadley 1992).

Zvláštností je změna barvy krovek u brouka *Dynastes hercules*, jejíž princip byl popsán výše. Jejich barva zčásti reaguje na vlhkost okolí (Hinton and Jarman 1972; Rassart et al. 2008). Hinton and Jarman (1973) postulovali, že toto zbarvení může hrát roli mimo jiné i v termoregulaci. Tato hypotéza však nebyla nikdy testována (Doucet and Meadows 2009).

#### Mechanická funkce

Někteří brouci žijící v půdě, pod kůrou nebo v podobném habitatu vykazují stejný typ strukturálního zbarvení. Existují názory, že primární funkcí povrchu kutikuly není vytváření barev ale snížení přilnavosti a koeficientu tření. Strukturální barva je pak vedlejším efektem (Crowson 1981; Vulinec 1997; Doucet and Meadows 2009; Seago et al. 2009). Podobný princip byl testován a prokázán i u primitivní čeledi hadů krátkorepovití (Uropeltidae) (Gower 2003). U těchto hadů bylo také postulováno, že mikrostruktury neslouží pouze ke snižování tření, ale mají také vodu odpuzující funkci (Gans and Baic 1977; Gower 2003). Pro podporu tvrzení, že i u brouků existuje povrch kutikuly odpuzující vodu, není dostatek literatury. Někteří autoři (Crowson 1981; Seago et al. 2009) to předpokládají, ale v literatuře nebyl nalezen žádný empirický důkaz.

## 5. ZÁVĚR

Jak bylo v této práci ukázáno, iridescentní a UV reflektantní zbarvení je fenomén, který se vyskytuje u velké části brouků a už od nepaměti přitahoval lidskou pozornost. Znak charakterizující iridescentní zbarvení je změna odstínu barvy s měnícím se úhlem pozorování. Irisescentní a UV reflektantní zbarvení je strukturálního původu. Strukturální zbarvení je založeno na odrazu dopadajících světelných paprsků od povrchových struktur. Odraz paprsku se řídí fyzikálními zákony a vychází z uspořádání konkrétní povrchové struktury. Veškeré povrchové struktury zodpovědné za zbarvení u brouků jsou tvořené povrchovou modifikací kutikuly.

Strukturální barvy vznikají následujícími principy. První a nejvíce prostudovaný vznik strukturálních barev je pomocí vícevrstvých odrazových ploch. Tento způsob je založen na odrazu paprsků od rozhraní vrstev a následné interferenci odražených vln. Jedná se o velmi variabilní způsob a v přírodě existuje několik modifikací. Druhý způsob využívá optické mřížky, na které je po dopadu světelný paprsek rozložen na jednotlivé složky. Výsledné barvy jsou opět tvořeny interferencí odražených vln. Mřížka funguje podobně jako optický hranol, neboť vznikající barvy obsahují celé uspořádané spektrum barev a mají charakter duhy. Další struktury, díky kterým vznikají strukturální barvy, jsou fotonické krystaly. Jedná se o dvou nebo třírozměrné struktury, o které se dopadající světlo rozptýlí, poté interferuje a následně je znovu vyzařeno do pravidelných směrů. Posledním způsobem vzniku strukturálních barev je rozptyl, který probíhá ve speciálních soustavách obsahujících koloidní částice. Tyto částice se dají považovat za různě orientovaná zrcadla. V závislosti na velikosti částic vznikají rozptylem různé barvy (červená, bílá, modrá).

Je důležité poznamenat, že často nejsou mezi jednotlivými způsoby vzniku barev ostré hranice. Mnohdy přechází jeden způsob plynule ve druhý nebo je pozorovaná barva výsledkem společného působení více fyzikálních způsobů zároveň. Strukturální barvy se často kombinují i s pigmentovým zbarvením, proto je vhodné nahlížet na zbarvení vždy jako na komplexní fenomén.

U brouků se vyskytují ještě další zajímavosti spojené se strukturálními barvami. Někteří brouci vykazují schopnost opakované změny barvy v závislosti na koncentraci vody ve vrstvách kutikuly. Voda mění indexy lomu jednotlivých vrstev, a tím způsobuje změnu barvy. Jiné druhy brouků mají UV reflektantní zbarvení. Toto zbarvení je také strukturálního původu. Může být způsobeno buď odrazem od mikrotříč, nebo může využívat speciální bílé průsvitné látky vylučované z pórů na krovkách, a nebo vzniká pomocí speciálních krovek s horní průhlednou vrstvou. Výsledné barvy jsou mimo viditelné spektrum lidského oka, ale hmyz je schopný tyto barvy vnímat.

Strukturální barvy se vyskytují napříč celým řádem brouků, ale existují čeledi, kde se toto zbarvení vyskytuje častěji. V literatuře jsou často uváděni vrubounovití (Scarabaeidae), střevlíkovití (Carabidae), nosatcovití (Curculionidae), krascovití (Buprestidae), mandelinkovití (Chrysomelidae) a tesaříkovití (Cerambycidae).

Irisescentní a UV reflektantní zbarvení je používáno převážně k vizuální komunikaci a to jak mezi příslušníky stejného druhu, tak i mezi různými druhy. Při vizuální komunikaci

hraje velkou roli zrak, protože vnímání barev se může lišit u každého druhu. Vnitrodruhová komunikace slouží ke vzájemnému rozpoznání příslušníků stejného druhu, k určení věku jedince, k rozpoznání opačného pohlaví a k výběru partnera. Kdežto iridescentní a UV reflektantní zbarvení v mezidruhové komunikaci slouží často ke kamufláži, krypsi, varovnému aposematickému zbarvení a může sloužit také k mimézi.

Existují ale i nevizuální funkce iridescentního a UV reflektantního zbarvení. Jedná se například o termoregulaci, kdy jsou brouci svojí barvou schopni regulovat tělesnou teplotu. Struktury na povrchu kutikuly mohou mít také úplně jinou funkci a vznik barev je pouze vedlejším efektem této funkce. Takovouto funkcí může být snižování tření a adheze nebo nesmáčivost povrchu kutikuly, čehož je dosahováno pomocí speciálních kutikulárních struktur.

Díky své vizuální atraktivnosti je iridescence poměrně důkladně prostudovaný jev a láká vědce z fyzikálních i biologických oborů. Problémem tohoto dvousečného výzkumu jsou rozdílné zájmy jednotlivých oborů, které se málokdy střetávají. Chybějící znalosti z druhého oboru způsobují, že je literatura terminologicky chaotická a nejednotná, občas se v ní vyskytují chyby nebo duplicity a v neposlední řadě trpí také nedostatkem syntézy. I když v poslední době se objevují snahy o zlepšení této nelichotivé situace.

Problematika UV reflektance už tak detailně prostudovaná není. Dalo by se říci, že většina výzkumu UV reflektance byla provedena na motýlech a ptácích. Literatury, která se týká UV reflektantního zbarvení u brouků, je velmi málo a rozhodně se jedná o vhodný směr pro budoucí výzkum.

## LITERATURA

- Acorn JH, 1988. Mimetic Tiger Beetles and the Puzzle of Cicindelid Coloration (Coleoptera : Cicindelidae). *Coleopt. Bull.* 42, 28–33.
- Anderson TF, Richards AG, 1942. An electron microscope study of some structural colors of insects. *J. Appl. Phys.* 13, 748–758.
- Argyros A, Manos S, Large MCJ, McKenzie DR, Cox GC, Dwarte DM, 2002. Electron tomography and computer visualisation of a three-dimensional ‘photonic’ crystal in a butterfly wing-scale. *Micron* 33, 483–487.
- Arwin H, Berlind T, Johs B, Järrendahl K, 2013. Cuticle structure of the scarab beetle *Cetonia aurata* analyzed by regression analysis of Mueller-matrix ellipsometric data. *Opt. Express* 21, 22645–22656.
- Barrows EM, 1979. Life Cycles, Mating, and Color Change in Tortoise Beetles. *Coleopt. Bull.* 33, 9–16.
- Bennett AT, Cuthill IC, Partridge JC, Lunau K, 1997. Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 94, 8618–8621.
- Biró LP, Bálint Z, Kertész K, Vértesy Z, Márk GI, Horváth ZE, Balázs J, Méhn D, Kiricsi I, Lousse V, Vignerón J-P, 2003. Role of photonic-crystal-type structures in the thermal regulation of a Lycaenid butterfly sister species pair. *Phys. Rev.* 67.
- Bitton PP, O’Brien EL, Dawson RD, 2007. Plumage brightness and age predict extrapair fertilization success of male tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Anim. Behav.* 74, 1777–1784.
- Bohren CF, Fraser AB, 1985. Colors of the sky. *Phys. Teach.* 23, 267–272.
- Briscoe AD, Chittka L, 2001. The Evolution of Colour Vision in Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46, 471–510.
- Campos-Fernández C, Azofeifa DE, Hernández-Jiménez M, Ruiz-Ruiz A, Vargas WE, 2011. Visible light reflection spectra from cuticle layered materials. *Opt. Mater. Express* 1, 85–100.
- Caveney S, 1971. Cuticle reflectivity and optical activity in scarab beetles: the rôle of uric acid. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 178, 205–225.
- Crowson RA, 1981. The biology of the Coleoptera, Veterinary Parasitology. Academic Press, Orlando, Florida.
- Cummings ME, Rosenthal GG, Ryan MJ, 2003. A private ultraviolet channel in visual communication. *Proc. Biol. Sci.* 270, 897–904.
- Doucet SM, Meadows MG, 2009. Iridescence: a functional perspective. *J. R. Soc. Interface* 6 Suppl 2, S115–S132.
- Doucet SM, Shawkey MD, Hill GE, Montgomerie R, 2006. Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in colour. *J. Exp. Biol.* 209, 380–390.
- Emlen DJ, Lavine LC, Ewen-Campen B, 2007. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104 Suppl, 8661–8668.
- Endler JA, 1978. A predator’s view of animal color patterns. *Evol. Biol.* 11, 319 – 364.
- Endler JA, 1988. Frequency-dependent predation, crypsis and aposematic coloration. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 319, 505–523.
- Endler JA, 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol. J. Linn. Soc.* 41, 315–352.
- Endler JA, 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Res.* 31, 587–608.
- Endler JA, 1993. The Color of Light in Forests and Its Implications. *Ecol. Monogr.* 63, 1–27.
- Fabricant SA, Exnerová A, Ježová D, Štys P, 2014. Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Anim. Behav.* 90, 315–325.
- Fitzstephens DM, Getty T, 2000. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. *Anim. Behav.* 60, 851–855.
- Fox DL, 1976. Animal Biochromes and Structural Colours: Physical, Chemical, Distributional & Physiological Features of Coloured Bodies in the Animal World. University of California Press.



- Gale M, 1989. Diffraction, beauty and commerce. *Phys. World* 24–28.
- Galusha JW, Bartl MH, Richey LR, Gardner JS, Cha JN, 2008. Discovery of a diamond-based photonic crystal structure in beetle scales. *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 77, 2–5.
- Gans C, Baic D, 1977. Regional specialization of reptilian scale surfaces: relation of texture and biologic role. *Science* 195, 1348–1350.
- Ghiradella H, 1991. Light and color on the wing: structural colors in butterflies and moths. *Appl. Opt.* 30, 3492–3500.
- Ghiradella H, Aneshansley D, Eisner T, Silberglied RE, Hinton HE, 1972. Ultraviolet Reflection of a Male Butterfly : Interference Color Causer by Thin-layer Elaboration of Wing Scales. *Science* 178, 1214–1217.
- Goldstein DH, 2005. Reflection properties of Scarabaeidae. *Proc. SPIE* 5888, 1–7.
- Gower DJ, 2003. Scale Microornamentation of Uropeltid Snakes. *J. Morphol.* 258, 249–268.
- Gwynne D, Rentz D, 1983. Beetles on the bottle: male buprestids mistake stubbies for females (Coleoptera). *Aust. J. Entomol.* 22, 79–80.
- Hadley NF, 1979. Wax Secretion and Color Phases of the Desert Tenebrionid Beetle *Cryptoglossa verrucosa* (LeConte). *Science* 203, 367–369.
- Hadley NF, 1992. Coloration and its thermal consequences in the New Zealand tiger beetle *Neocicindela perhispidia*. *J. Therm. Biol.* 17, 55–61.
- Hadley NF, Schultz TD, Savill A, 1988. Spectral reflectances of three tiger beetle subspecies (*Neocicindela perhispidia*): Correlations with their habitat substrate. *New Zeal. J. Zool.* 15, 343–346.
- Hegedüs R, Szél G, Horváth G, 2006. Imaging polarimetry of the circularly polarizing cuticle of scarab beetles (Coleoptera: Rutelidae, Cetoniidae). *Vision Res.* 46, 2786–2797.
- Heilman BD, Miaoulis IN, 1994. Insect thin films as solar collectors. *Appl. Opt.* 33, 6642–6647.
- Hinton HE, Gibbs DF, 1969a. An Electron Microscope Study of the Gratings of Some Carabid Beetles. *J. Insect Physiol.* 15, 959 – 962.
- Hinton HE, Gibbs DF, 1969b. Diffraction Gratings in Phalacrid Beetles. *Nature* 221, 953–954.
- Hinton HE, Gibbs DF, 1971. Diffraction gratings in gyrinid beetles. *J. Insect Physiol.* 17, 1023–1035.
- Hinton HE, Jarman GM, 1972. Physiological Colour Change in the Hercules Beetle. *Nature* 238, 160–161.
- Hinton HE, Jarman GM, 1973. Physiological colour change in the elytra of the hercules beetle, *Dynastes hercules*. *J. Insect Physiol.* 19, 533–549.
- Hutley MC, Maystre D, 1976. The total absorption of light by a diffraction grating. *Opt. Commun.* 19, 431–436.
- Huxley AF, 1968. A Theoretical Treatment of the Reflexion of Light by Multilayer Structures. *J. Exp. Biol.* 48, 227–245.
- Huxley J, 1976. The Coloration of *Papilio zalmoxis* and *P. antimachus*, and the Discovery of Tyndall Blue in Butterflies. *Proc. R. Soc. London. Ser. B* 193, 441–453.
- Chae J, Nishida S, 1995. Vertical distribution and diel migration in the iridescent copepods of the family Sapphirinidae: A unique example of reverse migration? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 119, 111–124.
- Jewell SA, Vukusic P, Roberts NW, 2007a. Circularly polarized colour reflection from helicoidal structures in the beetle *Plusiotis boucardi*. *New J. Phys.* 9, 1–10.
- Jewell SA, Vukusic P, Roberts NW, 2007b. Circularly polarized colour reflection in the Beetle *Plusiotis boucardi*. *Opt. Photonics News* 62, 33.
- Kattawar GW, 1994. A Search for Circular Polarization. *Opt. Photonics News* 42–43.
- Kemp DJ, 2006. Heightened phenotypic variation and age-based fading of ultraviolet butterfly wing coloration. *Evol. Ecol. Res.* 8, 515–527.
- Kemp DJ, 2007. Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proc. Biol. Sci.* 274, 1043–1047.
- Kemp DJ, 2008. Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (Pieridae). *Behav. Ecol.* 19, 1–8.

- Kemp DJ, Vukusic P, Rutowski RL, 2006. Stress-mediated covariance between nano-structural architecture and ultraviolet butterfly coloration. *Funct. Ecol.* 20, 282–289.
- Kinoshita S, Yoshioka S, 2005. Structural colors in nature: The role of regularity and irregularity in the structure. *ChemPhysChem* 6, 1443–1459.
- Kinoshita S, Yoshioka S, Kawagoe K, 2002. Mechanisms of structural colour in the Morpho butterfly: cooperation of regularity and irregularity in an iridescent scale. *Proc. Biol. Sci.* 269, 1417–1421.
- Kinoshita S, Yoshioka S, Miyazaki J, 2008. Physics of structural colors. *Reports Prog. Phys.* 71, 1–30.
- Klein E, 1969. *A Comprehensive Etymological Dictionary of the English Language*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam.
- Kodric-Brown A, 1998. Sexual Dichromatism and Temporary Color Changes in the Reproduction of Fishes. *Integr. Comp. Biol.* 38, 70–81.
- Komárek S, 2004. *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Dokořán, Praha.
- Koon DW, Crawford AB, 2000. Insect thin films as sun blocks, not solar collectors. *Appl. Opt.* 39, 2496–2498.
- Kraus J et al., 2007. *Nový akademický slovník cizích slov*. Academia, Praha.
- Kurachi M, Takaku Y, Komiya Y, Hariyama T, 2002. The origin of extensive colour polymorphism in *Plateumaris sericea* (Chrysomelidae, Coleoptera). *Naturwissenschaften* 89, 295–298.
- Land MF, 1972. The physics and biology of animal reflectors. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 24, 75–106.
- Large MCJ, Wickham S, Hayes J, Poladian L, 2007. Insights from nature: Optical biomimetics. *Phys. B Condens. Matter* 394, 229–232.
- Lim MLM, Li D, 2006a. Extreme ultraviolet sexual dimorphism in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 89, 397–406.
- Lim MLM, Li D, 2006b. Behavioural evidence of UV sensitivity in jumping spiders (Araneae: Salticidae). *J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 192, 871–878.
- Lim MLM, Li D, 2007. Effects of age and feeding history on structure-based UV ornaments of a jumping spider (Araneae: Salticidae). *Proc. Biol. Sci.* 274, 569–575.
- Liu F, Yin H, Dong B, Qing Y, Zhao L, Meyer S, Liu X, Zi J, Chen B, 2008. Inconspicuous structural coloration in the elytra of beetles *Chlorophila obscuripennis* (Coleoptera). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 77, 1–4.
- Mason CW, 1927. Structural Colors in Insects II. *J. Phys. Chem.* 31, 321–354.
- McClain E, Seely MK, Hadley NF, Gray V, 1985. Wax blooms in tenebrionid beetles of the Namib Desert: correlations with environment. *Ecology* 66, 112–118.
- McPhedran RC, Nicorovici NA, McKenzie DR, Rouse GW, Botten LC, Welch V, Parker AR, Wohlgennant M, Vardeny V, 2003. Structural colours through photonic crystals. *Phys. B Condens. Matter* 338, 182–185.
- Miaoulis IN, Heilman BD, 1998. Butterfly thin films serve as solar collectors. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91, 122–127.
- Michelson AA, 1911. On Metallic Colouring in Birds and Insects. *Phil. Mag.* 21, 554–567.
- Nekrutenko YP, 1965. 'Gynandromorphic Effect' and the Optical Nature of Hidden Wing-pattern in *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera, Pieridae). *Nature* 205, 417–418.
- Neville AC, 1977. Metallic gold and silver colours in some insect cuticles. *J. Insect Physiol.* 23, 1267–1274.
- Neville AC, Caveney S, 1969. Scarabaeid beetle exocuticle as an optical analogue of cholesteric liquid crystals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 44, 531–562.
- Noyes JA, Vukusic P, Hooper IR, 2007. Experimental method for reliably establishing the refractive index of buprestid beetle exocuticle. *Opt. Express* 15, 4351–4358.
- Omland KE, 1996. Female mallard mating preferences for multiple male ornaments. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39, 361–366.
- Osorio D, Vorobyev M, 2008. A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Res.* 48, 2042–2051.

- Owens IPF, Hartley IR, 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 265, 397–407.
- Palmer C, Loewen E, 2005. *Diffraction Grating Handbook*. Newport, New York.
- Papke RS, Kemp DJ, Rutowski RL, 2007. Multimodal signalling: structural ultraviolet reflectance predicts male mating success better than pheromones in the butterfly *Colias eurytheme* L. (Pieridae). *Anim. Behav.* 73, 47–54.
- Parker AR, 1998. The diversity and implications of animal structural colours. *J. Exp. Biol.* 201, 2343–2347.
- Parker AR, 2000. 515 Million Years of Structural Colour. *J. Opt. A Pure Appl. Opt.* 2, R15–R28.
- Parker AR, 2002. Natural photonic engineers. *Mater. Today* 5, 26–31.
- Parker AR, Martini N, 2006. Structural colour in animals - Simple to complex optics. *Opt. Laser Technol.* 38, 315–322.
- Parker AR, McKenzie DR, Large MCJ, 1998. Multilayer reflectors in animals using green and gold beetles as contrasting examples. *J. Exp. Biol.* 201, 1307–1313.
- Parker AR, Welch VL, Driver D, Martini N, 2003. Structural colour: opal analogue discovered in a weevil. *Nature* 426, 786–787.
- Pearson DL, 1985. The function of multiple anti-predator mechanisms in adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Ecol. Entomol.* 10, 65–72.
- Pearson DL, 1988. Biology Of Tiger Beetles. *Annu. Rev. Entomol.* 33, 123–147.
- Pearson DL, Blum MS, Jones TH, Fales HM, Gonda E, Wite BR, 1988. Historical Perspective and the Interpretation of Ecological Patterns: Defensive Compounds of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Am. Nat.* 132, 404–416.
- Pecháček P, 2012. Žluťásek řešetlákový a plasticita ultrafialových kreseb motýlů v závislosti na prostředí. *Živa* 2, 1–3.
- Pecháček P, Stella D, Kleisner K, 2012. Ultrafialový svět bezobratlých. *Živa* 1, 25–28.
- Penz CM, DeVries PJ, 2002. Phylogenetic Analysis of Morpho Butterflies (Nymphalidae, Morphinae): Implications for Classification and Natural History. *Am. Museum Novit.* 3374, 1–33.
- Pope RD, Hinton HE, 1977. A preliminary survey of ultraviolet reflectance in beetles 331–348.
- Prum RO, Cole JA, Torres RH, 2004. Blue integumentary structural colours in dragonflies (Odonata) are not produced by incoherent Tyndall scattering. *J. Exp. Biol.* 207, 3999–4009.
- Prum RO, Quinn T, Torres RH, 2006. Anatomically diverse butterfly scales all produce structural colours by coherent scattering. *J. Exp. Biol.* 209, 748–765.
- Prum RO, Torres R, 2003. Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *J. Exp. Biol.* 206, 2409–2429.
- Rassart M, Colomerl JF, Tabarrant T, Vigneron JP, 2008. Diffractive hygrochromic effect in the cuticle of the hercules beetle *Dynastes hercules*. *New J. Phys.* 10.
- Río LF del, Arwin H, Järrendahl K, 2013. Polarizing properties and structural characteristics of the cuticle of the scarab Beetle *Chrysina gloriosa*. *Thin Solid Films* 571, 410–415.
- Rutowski RL, 1977. The use of visual cues in sexual and species discrimination by males of the small sulphur butterfly *Eurema lisa* (Lepidoptera, pieridae). *J. Comp. Physiol. A* 115, 61–74.
- Seago AE, Brady P, Vigneron J-P, Schultz TD, 2009. Gold bugs and beyond: a review of iridescence and structural colour mechanisms in beetles (Coleoptera). *J. R. Soc. Interface* 6 Suppl 2, S165–S184.
- Shelly TE, Pearson DL, 1978. Size and Color Discrimination of the Robber Fly *Efferia tricella* (Diptera: Asilidae) as a Predator on Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Environ. Entomol.* 7, 790–793.
- Schultz TD, 1986. Role of Structural Colors in Predator Avoidance by Tiger Beetles of the Genus *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae). *Bull. Entomol. Soc. Am.* 32, 142–146.
- Schultz TD, 2001. Tiger Beetle Defenses Revisited: Alternative Defense Strategies and Colorations of Two Neotropical Tiger Beetles, *Odontocheila nicaraguensis* Bates and *Pseudoxyscheila tarsalis* Bates (Carabidae: Cicindelinae). *Coleopt. Bull.* 55, 153–163.
- Schultz TD, Bernard GD, 1989. Pointillistic mixing of interference colours in cryptic tiger beetles. *Nature*.

- Schultz TD, Hadley NF, 1987. Structural Colors of Tiger Beetles and Their Role in Heat Transfer Through the Integument. *Physiol. Zool.* 60, 737–745.
- Schultz TD, Rankin MA, 1985a. Developmental changes in the interference reflectors and colorations of tiger beetles (*Cicindela*). *J. Exp. Biol.* 117, 111–17.
- Schultz TD, Rankin MA, 1985b. The Ultrastructure of the Epicuticular Interference Reflectors of Tiger Beetles (*Cicindela*). *J. Exp. Biol.* 117, 87–110.
- Silberglied RE, Taylor OR, 1973. Ultraviolet Differences between the Sulphur Butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice*, and a Possible Isolating Mechanism. *Nature* 241, 406–408.
- Silberglied RE, Taylor OR, 1978. Ultraviolet reflection and its behavioral role in the courtship of the sulfur butterflies *Colias eurytheme* and *C. philodice* (Lepidoptera, Pieridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 3, 203–243.
- Simonis P, Vigneron J-P, 2011. Structural color produced by a three-dimensional photonic polycrystal in the scales of a longhorn beetle: *Pseudomyagrus waterhousei* (Coleoptera: Cerambycidae). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 83, 1–8.
- Srinivasarao M, Feathers DB, 1999. Nano-optics in the biological world: Beetles, butterflies, birds, and moths. *Chem. Rev.* 99, 1935–1961.
- Stavenga DG, Wilts BD, Leertouwer HL, Hariyama T, 2011. Polarized iridescence of the multilayered elytra of the Japanese jewel beetle, *Chrysochroa fulgidissima*. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 366, 709–723.
- Sweeney A, Jiggins C, Johnsen S, 2003. Insect communication: Polarized light as a butterfly mating signal. *Nature* 423, 31–32.
- Théry M, Pincebourde S, Feer F, 2008. Dusk light environment optimizes visual perception of conspecifics in a crepuscular horned beetle. *Behav. Ecol.* 19, 627–634.
- Thomas DB, Seago A, Robacker DC, Poe A, 2007. Reflections On Golden Scarabs. *Am. Entomol.* 53, 224–230.
- Torre-Bueno JR de la, Nichols SW, 1989. The Torre-Bueno Glossary of Entomology. New York Entomological Society, New York.
- Vigneron JP, Colomer JF, Vigneron N, Lousse V, 2005. Natural layer-by-layer photonic structure in the squamae of *Hoplia coerulea* (Coleoptera). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 72, 1–6.
- Vigneron JP, Pasteels JM, Windsor DM, Vértesy Z, Rassart M, Seldrum T, Dumont J, Deparis O, Lousse V, Biró LP, Ertz D, Welch V, 2007. Switchable reflector in the Panamanian tortoise beetle *Charidotella egregia* (Chrysomelidae: Cassidinae). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 76, 1–10.
- Vigneron JP, Rassart M, Vandembem C, Lousse V, Deparis O, Biró LP, Dedouaire D, Cornet A, Defrance P, 2006. Spectral filtering of visible light by the cuticle of metallic woodboring beetles and microfabrication of a matching bioinspired material. *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 73, 1–8.
- Vogler AP, Kelley KC, 1998. Covariation of Defensive Traits in Tiger Beetles (Genus *Cicindela*): A Phylogenetic Approach Using mtDNA. *Evolution.* 52, 529.
- Vukusic P, Hallam B, Noyes J, 2007. Brilliant whiteness in ultrathin beetle scales. *Science* 315, 348.
- Vukusic P, Sambles JR, 2003. Photonic structures in biology. *Nature* 424, 852–855.
- Vukusic P, Sambles JR, Lawrence CR, Wootton RJ, 1999. Quantified interference and diffraction in single Morpho butterfly scales. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 266, 1403.
- Vulinec K, 1997. Iridescent Dung Beetles : A Different Angle. *Florida Entomol.* 80, 132–141.
- Welch V, Lousse V, Deparis O, Parker A, Vigneron JP, 2007. Orange reflection from a three-dimensional photonic crystal in the scales of the weevil *Pachyrhynchus congestus pavonius* (Curculionidae). *Phys. Rev. E - Stat. Nonlinear, Soft Matter Phys.* 75, 1–9.
- Xu M, Seago AE, Sutherland TD, Weisman S, 2010. Dual structural color mechanisms in a scarab beetle. *J. Morphol.* 271, 1300–1305.
- Yoshioka S, Kinoshita S, 2002. Effect of Macroscopic Structure in Iridescent Color of the Peacock Feathers. *Forma* 17, 169–181.

## SEZNAM ZDROJŮ OBRÁZKŮ

- Anonym, Barresfotonatura [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<[http://barresfotonatura.com/buscar?q=Lamprocyphus+augustus&title=on&tags=on&cf\\_familia=on&cf\\_nombre\\_cientifico=on&search\\_galleries\\_choice=ALL](http://barresfotonatura.com/buscar?q=Lamprocyphus+augustus&title=on&tags=on&cf_familia=on&cf_nombre_cientifico=on&search_galleries_choice=ALL)>
- Anonym, Beetles (Coleoptera) and Coleopterologists [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/eng/plaserkm.htm>>  
<[http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/images/h\\_1000/Chrysina\\_costata.jpg](http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/images/h_1000/Chrysina_costata.jpg)>
- Anonym, Biolib [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id252219/?taxonid=904616>>
- Anonym, BugGuide [naposledy navštíveno 5. 8. 2015] < <http://bugguide.net/node/view/937522>>
- Anonym, Carabidae of the World [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://carabidae.org/taxa/cicindela-sstr?country=148>>  
<<http://carabidae.org/taxa/repanda-dejean-1825?country=148>>  
<<http://carabidae.org/taxa/loxandrus-leconte-1852?mode=all>>  
<<http://carabidae.org/taxa/egadroma-motschulsky-1855?mode=imago>>  
<<http://carabidae.org/taxa/amabilis-boheman-1860-afr>>
- Anonym, Coleoptera Atlas [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.coleoptera-atlas.com/cetoniidae-scarabaeoidea/rutelinae/anoplognathini/Calloodes-Anoplognathina/Calloodes-grayanus>>
- Anonym, Exobeetles [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.exobeetles.de/Insekten/Kaefer/Elateridae/Lycoreus-corpulentus-30-34-A2.html>>
- Anonym, Flickr [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<https://www.flickr.com/photos/kohichiroh/9356207655>>  
<<https://www.flickr.com/photos/andreaskay/6883687318>>
- Anonym, Generic Guide to New Word Scarab Beetles [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Tribes/Rutelini/Chrysina/Chrysina-species/C-boucardi/C-boucardi.html>>  
<<http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Melolonthinae/Melolonthinae-Generic-pages/Sericini/Serica/Serica.html>>
- Anonym, God of Insects [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.godofinsects.com/index.php/museum/beetles/jewel-beetles-buprestidae/jewel-beetle-chrysochroa-rajah/>>
- Anonym, Imgur [naposledy navštíveno 5. 8. 2015] <<http://imgur.com/gallery/6QEEr>>
- Anonym, Kaefer der Welt [naposledy navštíveno 5. 8. 2015] < [https://www.kaefer-der-welt.de/dynastes\\_hercules.htm](https://www.kaefer-der-welt.de/dynastes_hercules.htm) >
- Anonym, Louisiana State Arthropod Museum [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.lsuinsects.org/research/phalacridae/>>
- Anonym, Macroworldmania [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://www.macroworldmania.com/assets/img/photo/preview/ea22fed94e3c40866b1ea3bc1ff1776f68df23a0-mm-4fce409ecd8919.58832914.jpg> >
- Anonym, Natural evolution history [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
<<http://theevolutionstore.com/store/chrysina-gloriosa-in7088/>>

Anonym, National Geographic [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <[http://natgeo.nikkeibp.co.jp/nng/article/20120611/312040/ph\\_1.jpg](http://natgeo.nikkeibp.co.jp/nng/article/20120611/312040/ph_1.jpg) >

Anonym, Natural History Museum [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <<http://piclib.nhm.ac.uk/results.asp?image=056814&itemw=4&itemf=0001&itemstep=1&itemx=1>>

Anonym, Pictorial beetle collection of the Royal Belgian Institute of Natural Sciences [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?family\\_id=3&page=13](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?family_id=3&page=13)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?taxonomic\\_filter\\_model=Genus&taxonomic\\_filter\\_label=Genus&page=3&taxonomic\\_filter\\_id=376](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?taxonomic_filter_model=Genus&taxonomic_filter_label=Genus&page=3&taxonomic_filter_id=376)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Ischiopsopha&page=2](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Ischiopsopha&page=2)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Anoplognathus+parvulus](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Anoplognathus+parvulus)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Chrysina+aurigans](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Chrysina+aurigans)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Chrysina&page=8](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Chrysina&page=8)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Anoplognathus+viridiaeneus](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Anoplognathus+viridiaeneus)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Prosopocera+lactator](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Prosopocera+lactator)>  
 <[http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn\\_contains=Sternotomis+virescens](http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?sn_contains=Sternotomis+virescens)>  
 <<http://projects.biodiversity.be/openuprbins/search?page=442>>

Anonym, Salagubang – Your Online Resource od Philippine Beetles [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <[http://salagubang.net/pages/species/species\\_cur\\_s0487.html](http://salagubang.net/pages/species/species_cur_s0487.html)>  
 <[http://salagubang.net/pages/gallery/gallery\\_cur\\_metapocyrtus.html](http://salagubang.net/pages/gallery/gallery_cur_metapocyrtus.html)>

Anonym, Snipview [naposledy navštíveno 5. 8. 2015] <<http://www.snipview.com/q/Gyretes>>

Anonym, Western Hemisphere Carabiodea [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <<http://newworldcarabidae.myspecies.info/taxonomy/term/288>>

Anonym, Wikimedia [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <<https://fr.wikipedia.org/wiki/Orectochilus>>  
 <<https://en.wikipedia.org/wiki/Cassidinae>>  
 <[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Glycyphana\\_binotata\\_%28Gorcy\\_%26\\_Percheron,\\_1833%29\\_%285022479265%29.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Glycyphana_binotata_%28Gorcy_%26_Percheron,_1833%29_%285022479265%29.jpg)>  
 <[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stenocara\\_eburnea\\_Pascoe,\\_1866\\_%283177441932%29\\_%282%29.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Stenocara_eburnea_Pascoe,_1866_%283177441932%29_%282%29.jpg)>

Beckmann P, Living Jewels [naposledy navštíveno 5. 8. 2015] < [http://www.living-jewels.com/pseudomyagrus\\_waterhousei.htm](http://www.living-jewels.com/pseudomyagrus_waterhousei.htm)>

Melton CW, Near Famous [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <<http://www.nearfamous.com/Pages/RecentImages1.html> >

Rinnhofer L, Natur – Berge -Erleben [naposledy navštíveno 5. 8. 2015]  
 <[http://www.lukasrinnhofer.at/wow2/showresults\\_gallery.asp?page=2&filter=%20and%20SpecimenPubliccheck=1%20&Ordnung=#C](http://www.lukasrinnhofer.at/wow2/showresults_gallery.asp?page=2&filter=%20and%20SpecimenPubliccheck=1%20&Ordnung=#C)>